UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

PHYSIOLOGIE DES FROSCHHIRNS.

Holzstiche
aus dem xylographischen Atelier
von Friedrich Vieweg und Sohn
in Braunschweig.

Papier
aus der mechanischen Papier-Fabrik
der Gebrüder Vieweg zu Wendhausen
bei Braunschweig.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

PHYSIOLOGIE DES FROSCHHIRN

VON

DR. J. STEINER,
Privatdocent der Physiologie in Heidelberg.

1te Abth. of Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese.

MIT 32 EINGEDRUCKTEN HOLZSTICHEN.

BRAUNSCHWEIG,
DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN.
1885.

Alle Rechte vorbehalten.

INHALT.

Seite

Einleitung 1

Erstes Capitel.

Die normalen oder geradlinigen Bewegungen.

§. 1. Abtragung des Grosshirns 8
§. 2. Analyse der Versuche 17
§. 3. Abtragung des Grosshirns und der Sehhügel 29
§. 4. Analyse der Versuche 33
§. 5. Abtragung der hinter den Sehhügeln gelegenen Theile inclusive der vordersten Abtheilung des verlängerten Markes 35
A. Abtragung der Zweihügel (Mittelhirn) 35
B. Abtragung des Kleinhirns 40
C. Abtragung des vordersten Theiles des verlängerten Markes (Nackenmark) 42
D. Alleinige Abtragung des Kleinhirns 44
E. Combinirte Abtragung der Sehhügel und des Kleinhirns . 46
§. 6. Analyse der Versuche im fünften Paragraphen 46
§. 7. Analyse der Versuche über das Kleinhirn 56
§. 8. Weitere experimentelle Untersuchung der Mittelhirnbasis 57
§. 9. Analysirende Bemerkungen zu diesen Thatsachen 60
§. 10. Die Physiologie des Hirncentrums 61
Anhang. Die Ursache der Schwimmbewegungen des Frosches 72

Zweites Capitel.

Die krummlinigen Bewegungen oder Zwangsbewegungen.

Erster Theil: Die Versuche über Zwangsbewegungen 81
§. 1. Einseitige Abtragung des Grosshirns 83
§. 2. Einseitige Abtragung der Sehhügel 83
§. 3. Einseitige Abtragung der Decke des Zweihügels 84
§. 4. Einseitige Abtragung der Basis der Zweihügel 84
§. 5. Einseitige Abtragung des Kleinhirns 87

Seite

§. 6. Einseitige Schnitte in das Nackenmark 87
§. 7. Einige Schlüsse aus den bisherigen Versuchen 89
§. 8. Fortsetzung der Experimente 90
§. 9. Einseitige Verletzungen verschiedener Hirntheile durch Schnitt 92
A. Schnitte im Bereiche der Sehhügel 92
B. Schnitte im Bereiche der Zweihügel 93
C. Schnitte im Bereiche des Nackenmarkes 95
§. 10. Folgerungen aus den letzten Versuchen 98
§. 11. Man combinirt einen asymmetrischen Schnitt mit einer symmetrischen Abtragung von Theilen, welche vor jenem Schnitte liegen 101
Zweiter Theil: Die Theorie der Zwangsbewegungen 104
§. 1. Die Manègebewegung 104
§. 2. Die Rollbewegung 115
§. 3. Die Uhrzeigerbewegung 120

Drittes Capitel.

Die Beobachtungen auf der horizontalen Centrifugalscheibe.

§. 1. Die Versuche 125
§. 2. Analyse der Versuche 132
Nachträge 140

EINLEITUNG.

Die Untersuchungen, welche ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe, schliessen sich, wenn auch nicht äusserlich erkennbar, doch ihrem inneren Zusammenhange nach dem zweiten Theile meiner Arbeit über „Athmungscentrum und Schluckcentrum“ an [1]), in welchem die Verbindungen discutirt worden sind, in denen gewisse Centren im verlängerten Marke unter einander stehen. Die dortigen Befunde forderten zu weiterem Studium derselben Beziehungen im Gehirn selbst auf, wofür man in der Regel, als relativ einfaches Object, das Froschhirn wählen wird. Was ich aber hier fand, erschien an sich so interessant, dass ich den alten Versuchsplan aufgab und mich dem Studium der Functionen des Froschhirns zuwandte.

Es ist bekannt, dass dieses Gebiet vielfach und theilweise mit ausgezeichnetem Erfolge bearbeitet worden ist. Nichtsdestoweniger sind wir im Besitze völlig sicherer Thatsachen nur soweit, als es sich um die Folgen der Abtragung des Grosshirns und etwa der Oberfläche der Zweihügel handelt; darüber hinaus aber herrscht die grösste Unsicherheit, so dass, selbst jeder Versuch einer Physiologie in erster Linie des Mittelhirns, so lange ausgeschlossen bleibt, als hier nicht neues thatsächliches Material herbeigeschafft wird. Die Aussichten, dasselbe gewinnen zu können, haben sich durch mancherlei neue Erfahrungen, insbesondere in der Technik ähnlicher Versuche bei den Säugethieren bedeutend verbessert.

[1]) J. Steiner, Ueber Schluckcentrum und Athmungscentrum. Du Bois-Reymond's Archiv f. Physiologie 1883.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die wesentlichen Fortschritte, welche im letzten Jahrzehnt im Gebiete des Centralnervensystems der höheren Wirbelthiere gemacht wurden, unter Anderem der Erkenntniss zu danken sind, dass man den operirten Thieren Zeit zur Erholung von der Operation lassen möge und noch mehr, dass man für ein definitives Urtheil den Tag abwarten muss, an welchem die Wunde geheilt ist und alle jene Wirkungen verschwunden sind, welche als Reaction der Verwundung und nicht als Folgen des operativen Eingriffes selbst gedeutet werden können.

Dem Frosche glaubte man, nach den landläufigen Erfahrungen an Nerven und Muskeln, diese Rücksicht nicht schuldig zu sein und man stellte hier den Anspruch, den Erfolg einer Operation auch im Gebiete des Centralnervensystems sofort danach beurtheilen zu können und achtete im Allgemeinen nicht viel auf die längere Erhaltung dieser Thiere. Das war offenbar der Punkt, an dem ich einzusetzen hatte, d. h. also, man musste mit aller Sorgfalt die operirten Thiere möglichst lange am Leben zu erhalten suchen, damit nur die Functionen gestört blieben, welche von dem zerstörten Nervengebiete abhängen, während alle übrigen Functionen, wenn sie gestört waren, sich wieder herstellen können. Die Erfahrung hat genau, wie bei den Säugethieren, auch für die Frösche gelehrt, dass man unmittelbar nach der Operation überhaupt nicht untersucht, sondern die Thiere völliger Ruhe überlässt und in den Fällen schwerer Eingriffe ist die Regel absolutes Gesetz, weil meist leicht durch heftige Bewegungen Nachblutungen und andere irreparable Unglücksfälle eintreten; man wird sogar am besten thun, die Frösche einzeln in je ein Gefäss zu setzen, damit sie sich nicht durch Berührung gegenseitig zu Bewegungen anregen.

In enger Beziehung zu diesen Bemerkungen steht das Bestreben, die Technik der Operationsmethoden so zu verbessern, dass auch von dieser Seite her auf bessere Resultate gehofft werden konnte, denn die bisherige Praxis auf diesem Gebiete war ebenso einfach als unzulänglich. Es liegt ja auf der Hand, dass durch ein schonendes und zweckmässiges Operationsverfahren die Resultate mit Rücksicht auf Erhaltung des Lebens wie auf Erhaltung der Function sich werden verbessern müssen. In welcher Weise diesem Bestreben hier Rechnung

getragen worden ist, wird an den betreffenden Stellen aus einander gesetzt werden.

Endlich die Beobachtungen nach der Operation: Die Autoren hatten bisher ihre Beobachtungen meistens wesentlich auf dem Lande oder im Wasser gemacht. Ich war darauf bedacht, systematisch alle Beobachtungen auf dem Lande und im Wasser auszuführen, in welch' letzterem sehr ausgiebige Bewegungen ausgeführt werden, so dass gewisse Störungen, wie sich zeigen wird, viel leichter und häufig ganz allein nur dort zur Anschauung kommen.

Als während der Arbeit das Material sich zusehends vermehrte, erweiterte sich demgemäss auch die anfangs gestellte Aufgabe: es galt nicht mehr allein, eine Anzahl neuer Versuche zu machen und neue Thatsachen zu sammeln, sondern dieselben auch durch den formenden Gedanken zu einem Ganzen zu bilden und den Zusammenhang der Dinge zu erklären, was ja immer das Ziel ist, auf das alle unsere Arbeit in letzter Instanz hinweist. Es galt nichts mehr und nichts weniger, als den Spuren des Planes zu folgen, nach welchem das Gehirn functionirt, der, wenn überhaupt auffindbar, vor Allem da gesucht werden muss, wo er noch relativ einfach sein wird, bei den niederen Wirbelthieren, niemals bei den Säugethieren oder gar dem Menschen, dessen Gehirn die grösste functionale Complicirtheit besitzen muss. Würde unsere Wissenschaft sich methodisch und nicht empirisch entwickelt haben, so würde sie niemals darauf verfallen sein, das Studium der Hirnfunctionen beim Menschen zu beginnen, wie es thatsächlich geschehen ist, sondern würde es beim Hirn der Fische und Amphibien versucht haben. Soviel mir bekannt, wird dieses der erste derartige Versuch sein; es kann nicht fehlen, dass dieses überaus schwierige Unternehmen mit allen Mängeln eines ersten Versuches behaftet sein wird, aber es kommt vorläufig nicht darauf an, dass es vollkommen sei; es ist viel gewonnen, wenn es der Entwickelung fähig ist und Anregung zu weiteren Untersuchungen bieten wird. Ich habe dabei zunächst diejenigen Functionen des Gehirns im Auge gehabt, welche sich auf das Stehen und Gehen beziehen und andere Functionen nur nebenbei behandelt.

Nothwendigerweise mussten deshalb auch alle Versuche über das Grosshirn wiederholt werden, wozu an und für sich keine Veranlassung vorläge, da die vorhandenen Beobachtungen den gestellten

Ansprüchen genügen. Ich muss den Leser daher im Voraus um Entschuldigung bitten, wenn er in dem betreffenden Paragraphen neben Neuem auch Altes und Bekanntes finden wird, aber die Wiederholung war im Rahmen der ganzen Darstellung unvermeidlich.

Die Versuche sind mit verschiedenen durch äussere und innere Verhältnisse gebotenen Unterbrechungen in den letzten vier Jahren zu allen Jahreszeiten angestellt worden; am besten eignen sich die Monate September und October, obgleich auch die Monate Juni und Juli trotz der hohen Temperatur ihre Vorzüge besitzen. Die einzelnen Versuche sind ausserordentlich häufig wiederholt worden, so dass die Resultate eine grosse Sicherheit in Anspruch nehmen können. Die Beschreibung der angebrachten Verletzungen ist eine sehr genaue und nach den von Eckhard jüngst angegebenen Principien durchgeführt[1]); dieselbe wird unterstützt durch Abbildungen, welche nach den in Alkohol erhärteten Objecten ausgeführt worden sind[2]). Dieselben sind, um in jedem Augenblick vergleichen zu können, so angeordnet, dass überall das ganze Gehirn abgebildet ist; was abgetragen wurde, ist in gestrichelter Linie, was stehen geblieben ist, in ausgezogener Linie dargestellt worden.

Bei der Darstellung und Verwerthung der Versuchsresultate habe ich mich von einem besonderen Gesichtspunkte leiten lassen. Nicht wenig Schuld nämlich an der Unklarheit der über das Gehirn vorhandenen Daten trägt der Umstand, dass man Thatsachen und Hypothesen nicht genau genug von einander getrennt gehalten hat. Ich habe deshalb, selbst auf die Gefahr einer gewissen Monotonie in der Darstellung hin, zuerst die Thatsachen beschrieben und, streng davon geschieden, eine Analyse derselben folgen lassen, in welcher wiederum Schlüsse und Hypothesen besonders hervorgehoben werden, um jener schädlichen Verwechselung von Thatsachen und Hypothesen vorzubeugen. Eine weitere Quelle vielfacher Irrthümer bildet die verschiedene Bezeichnung derselben Hirntheile. Es wäre offenbar am rich-

---

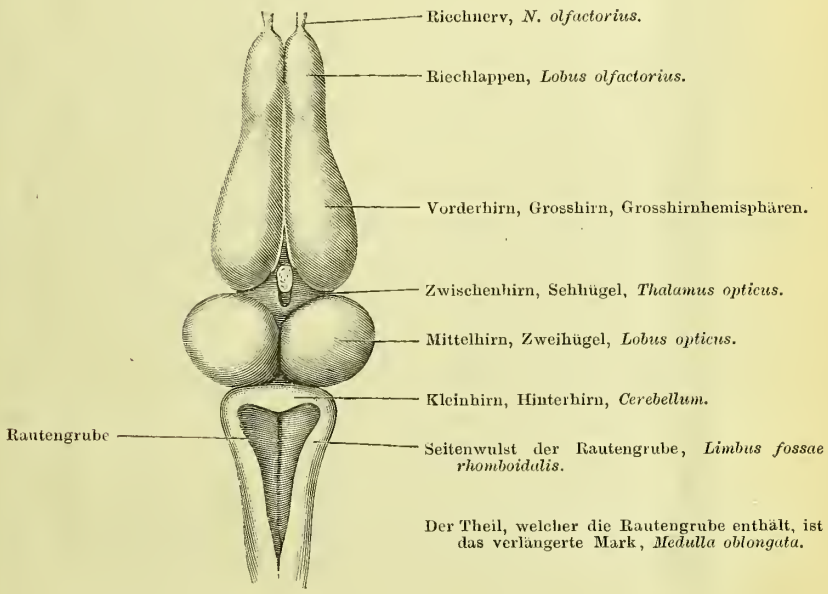
[1]) Eckhard, Artikel: „Gehirn und Rückenmark“ in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. II, 1879.

[2]) Ich verdanke dieselben grösstentheils der Freundlichkeit des Herrn Dr. Blochmann, Assistenten des zoolog. Instituts, dem ich hier meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

tigsten, die Namen zu wählen, welche die vergleichende Anatomie eingeführt hat und die überdies auch auf der Entwickelung des Gehirns beruhen. Diese Benennung setzt aber voraus, dass sie durch die ganze Wirbelthierreihe durchführbar sei; eine Forderung, welche die vergleichende Anatomie bisher mit wünschenswerther Sicherheit noch nicht hat erfüllen können. Daher werden wir die Nomenclatur immer noch nach beiden Seiten anlehnen müssen und Namen brauchen wie es Fig. 1 zeigt:

Gehirn von *Rana esculenta* von oben in sechsfacher Vergrösserung.

Fig. 1.



Die Literatur ist, soweit sie sich auf den Frosch bezieht, möglichst berücksichtigt worden; eine Geschichte der Froschhirnphysiologie zu schreiben, lag niemals in meiner Absicht und wäre um so mehr überflüssig gewesen, als diese Arbeit in dankenswerthester Weise schon durch den auf diesem Gebiete berufensten Autor geleistet worden ist[1]).

Da die Versuche, wie schon oben erwähnt, sich über einige Jahre erstrecken, ohne dass ich darüber etwas Nennenswerthes (abgesehen

[1]) Vergl. C. Eckhard in seinen Beiträgen, Bd. X, 1883, S. 67, „Geschichte der Experimentalphysiologie des Froschhirns".

von den Vorträgen im hiesigen naturhistor.-med. Verein) veröffentlicht hatte, so konnte es nicht fehlen, dass mittlerweile von anderen Seiten einige Fragen dieses Gebietes bearbeitet und deren Resultate publicirt worden sind zu einer Zeit, wo mir diese Thatsachen vollkommen bekannt waren. Ich werde an den betreffenden Stellen darauf hinweisen. Trotzdem konnten mich diese Vorkommnisse nicht zu Publicationen bestimmen, weil ich von vornherein die Absicht hatte, das ganze Gebiet auszuarbeiten und nur eine zusammenhängende Arbeit zu publiciren.

Bevor ich zu der Darstellung der Versuche übergehe, mögen einige Benennungen festgesetzt werden. Bekanntlich hat Goltz die functionellen Störungen, welche man nach vollkommener Heilung der Operationswunde beobachtet, „Ausfallserscheinungen" genannt, eine Bezeichnung, die in Folge ihrer glücklichen Wahl auch rasch in die physiologische Terminologie Eingang gefunden hat. Zur Bezeichnung der Erscheinungen, die unmittelbar nach der Operation auftreten und weiterhin verschwinden, hat er jüngst den von Wernicke vorgeschlagenen Namen der „Nebenwirkungen" adoptirt[1]), gleichzeitig aber hinzugefügt, dass, da die Nebenwirkungen offenbar ebenfalls gewissen Gesetzen folgen müssen, eines Tages die Nebenwirkungen auch zu Hauptwirkungen werden könnten. Schon bevor Goltz diese Bemerkungen konnte geschrieben haben, hatte ich den von ihm vorausgesehenen Fall gefunden, in welchem thatsächlich eine solche Nebenwirkung gesetzmässig als Hauptwirkung auftrat — somit muss die Bezeichnung Nebenwirkung in dieser Verbindung aufgegeben werden. Ich schlage vor, alles das, was nicht Ausfallserscheinung ist, als „Reizungserscheinung" zu bezeichnen, wie es hier für die Folge geschehen soll.

Die Operation wurde im Allgemeinen in folgender Weise ausgeführt: Der in ein Handtuch zweckmässig eingewickelte Frosch wird in der linken Hand gehalten, während die rechte operirt; man beginnt mit einem Kreuzschnitt durch die Kopfhaut, schlägt die beiden Hautlappen zurück und trägt mit einer passenden Knochenzange die Schädeldecke, soweit als im speciellen Falle nothwendig ist, ab. Blutungen

---

[1]) Fr. Goltz, Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. Fünfte Abhandlung. Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd. 34, 1884.

werden niemals gestillt, aber das Blut mit in $^3/_4$ proc. Kochsalzlösung getauchten feinen Schwämmchen so lange weggetupft, bis die Oberfläche des Gehirns völlig klar zu Tage tritt, so dass man immer im Reinen operirt und ganz genau auch die Schnitte ausführen kann, die man auszuführen beabsichtigt. Man führe die Schnitte niemals in unreinem und daher nicht controlirbarem Operationsfelde! Die Schnitte werden mit passenden Messerchen im Allgemeinen entlang den vorgeschriebenen anatomischen Linien bis auf den Schädelgrund geführt; wo von dieser Regel abgewichen worden ist, wird es allemal speciell vermerkt werden. Blutstillung nach erfolgter Operation wird niemals versucht, sondern die Hautlappen werden über die Wunde geklappt und der Frosch möglichst sich selbst überlassen; das ist die beste Methode der Blutstillung, denn die Blutung steht in der Regel sehr bald und nur äusserst selten habe ich den Tod durch Verblutung eintreten sehen. Man setzt die operirten Fröschc in die bekannten Töpfe zu zweien, wenn es sich um leichtere Operationen (z. B. Abtragung des Grosshirns oder der *Thalami optici*) handelt; einzeln, wenn sie schwerere Operationen zu ertragen hatten und überlässt sie hier wenigstens 24 Stunden absoluter Ruhe. Wenn man im Anfange solcher Versuchsreihen seiner spannenden Neugier nachgebend kurz nach vollendeter Operation zu einigen vorläufigen Untersuchungen übergeht, so hat man das regelmässig zu bereuen und lernt bald sich für die nächsten 24 Stunden in Geduld zu fassen; die Belohnung pflegt nicht auszubleiben. Doch versäume man die Beobachtung unmittelbar nach der Operation nicht, um die vielfach eintretenden Reizungserscheinungen nicht zu verlieren.

Die benutzten Schneideinstrumente werden an den betreffenden Stellen abgebildet werden; dieselben sind von dem hiesigen Instrumentenmacher Herrn W. Walb nach meinen Angaben angefertigt und daselbst vorräthig.

Erstes Capitel.

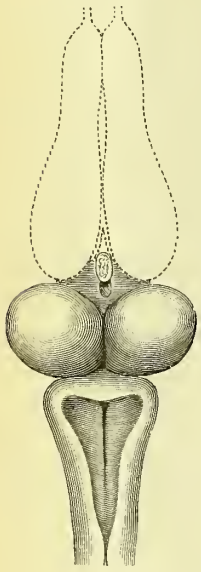
Die normalen oder geradlinigen Bewegungen.

§. 1.

Abtragung des Grosshirns.

Wenn man bei einem Frosche entsprechend den vorgeschriebenen anatomischen Linien, wie es in der Fig. 2 gezeichnet ist, die Grosshirnhemisphären abträgt, so beobachtet man eine Reihe von Erscheinungen, welche in übereinstimmender Weise von mehreren Autoren beschrieben worden sind. Aus den oben angegebenen Gründen werde ich sie theilweise zu wiederholen haben und Bekanntes durch Neues ergänzen [1]).

Fig. 2.



Setzt man einen solchen Frosch auf den Tisch, so bleibt er auf dem ihm angewiesenen Platze stundenlang unverrückt sitzen. Man merkt hierbei, dass seine Körperhaltung sich in nichts

[1]) Die Autoren, auf deren Angaben ich mich wiederholt beziehen werde, sind folgende: A. Desmoulins, Anatomie des systèmes nerveux. Paris 1825, p. 626. Flourens, Recherches expériment. etc. 2 Edit. Paris 1842, p. 35 et 51. Schiff, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. Lahr 1858—59. Renzi, Saggio di fisiologia sperimentale sui centri nervosi della vita psichica nelle quattro classi degli animali vertebrati. Parte sec. Fisiologia sperimentale dell' encefalo dei rettili. Annali universali di medicina etc. Vol. 186, p. 146. Vulpian, Leçons s. l. physiologie géner. et comp. du système nerveux. Paris 1866, p. 681. Cayrade, Sur la localisation des mouvements réflexes. Robin's Journal etc. 1868, p. 346. Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869, S. 52 u. f. Onimus, Recherches expérimentales s. les phénomènes consécutifs

von der eines normalen Frosches unterscheidet: wie er seinen Kopf trägt, wie er seine Extremitäten lagert, treffen wir in derselben Weise bei dem unversehrten Thiere. Wenn man ihn mechanisch reizt, am besten an einer der Hinterextremitäten, so setzt er sich in gerader Linie in Bewegung und macht einen oder mehrere Sprünge, nach deren Vollendung er wieder in völlige Unbeweglichkeit versinkt. An diesen Sprüngen kann man keinen Unterschied gegen den gesunden Frosch wahrnehmen, weder nach ihrer Qualität noch an ihrer Quantität; sie lassen an Gewandtheit und an Leichtigkeit durchaus nichts vermissen. Wenn man vor seinen Augen in drohender Weise die Hände bewegt, um ihn zur Flucht zu bewegen, so rührt er sich nicht (dasselbe beobachtet man übrigens häufig genug auch bei dem unverletzten Frosche!); wenn er aber dabei etwa durch Anstossen in Bewegung gekommen ist, so sucht er zu flüchten und ist bemüht, nach rechts und nach links auszuweichen, wenn man ihn ergreifen will. Diesen Frosch einzufangen, verursachte öfters nicht weniger Mühe als das Ergreifen eines unversehrten Exemplars.

Diese Bemerkungen führen auf die interessante von Desmoulins und Magendie, Renzi, Vulpian, Goltz, Blaschko gemachte Beobachtung, dass ein grosshirnloser Frosch, wenn man ihm ein Hinderniss in den Weg setzt und ihn mechanisch reizt, dasselbe jedesmal mit Erfolg zu umgehen im Stande ist. Dieser Versuch ist ebenso einfach anzustellen als leicht zu bestätigen und bedarf deshalb keiner weiteren Schilderung.

Um die Zeit, als diese Versuche angestellt wurden, war mir nur die Arbeit von Goltz bekannt, der gelegentlich auch beobachtet hatte, dass sein Frosch bisweilen, statt das Hinderniss zu umgehen, über dasselbe hinwegspringt; eine Erscheinung, die ich näher studirt habe.

Die bisher beschriebenen Versuche waren in einem Zimmer angestellt worden, welches durch ein gewöhnliches, seitlich angebrachtes Fenster Licht erhielt. Das Buch, welches das Hinderniss vorstellte, wurde, wie bei Goltz, gegen das Licht gestellt und der Frosch wich bei seinen Bewegungen demselben regelmässig aus, indem er rechts

---

à l'ablation du cerveau et sur les mouvements de rotation. Robin's Journal etc. 1870—71, p. 633. Eckhard, s. S. 4. Blaschko, Das Sehcentrum der Frösche. Dissertation. Berlin 1880.

oder links abschwenkte. Zur Controlle setzte ich an die Stelle des Buches eine stehende Glasscheibe, welche der Frosch als solche nicht unterscheidet, sondern für das seinen Bewegungen nicht hinderliche Wasser hält: in der That springt er gegen dieses Hinderniss ausnahmslos an. Nun gab ich dieses Zimmer auf und siedelte in den Nachbarraum über, der durch ein grosses Oberlichtfenster beleuchtet wird. Die Sonne schien sehr intensiv und jetzt fing derselbe Frosch an mit einer gewissen Regelmässigkeit, statt rechts oder links das Hinderniss zu umgehen, mit einem wohlgezielten Satze über das Buch hinwegzuspringen.

Es ist gleichgültig, ob das Hinderniss schwarz oder weiss ist; aber es war nicht gleichgültig, ob die Sonne schien oder ob sie hinter Wolken stand; in letzterem Falle erfolgte das Uebersprungen viel seltener, als bei hellem Sonnenschein. Es ist weiterhin interessant, zu beobachten, wie man unter den gegebenen Bedingungen jedesmal mit grösster Sicherheit voraussagen kann, ob der Sprung erfolgen wird oder nicht. Beginnt man nämlich die Reizung durch Berührung der Haut des Oberschenkels, wie es Goltz gelehrt hat, am besten mit dem Kiel einer Gänsefeder, so erfolgt plötzlich aus der normalen Stellung heraus eine Erhebung des Kopfes und Vorderkörpers durch senkrechte Streckung der Vorderpfoten, auf welchen Kopf und Vorderkörper, wie auf zwei Stützen ruhen; sobald diese Bewegung eintritt, folgt ausnahmslos bei dem nächsten Reize auch der Sprung über das Hinderniss. So lange dieses Erheben des Vorderkörpers, wobei deutlich die Augen nach oben gegen das Hinderniss gerichtet werden, nicht zu bemerken ist, springt der Frosch niemals über die Barrière. (Ich werde weiter unten Gelegenheit haben, zu berichten, dass dieses Erheben des Vorderkörpers auch für den normalen Frosch die unerlässliche Vorbedingung bildet für einen Sprung über irgend ein Hinderniss.) Diese Erhebung des Vorderkörpers als nothwendige Vorbedingung des Uebersprungens einer Barrière leistet diesen Dienst auch dann, wenn man sie passiv erzeugt, wenn man den Vorderkörper durch vorsichtiges Erheben der Halsbrustgegend mit der Hand in die Höhe richtet. Hat man z. B. einen enthirnten Frosch der sich nicht recht zum Uebersprungen anschickt, so erhebe man in der angegebenen Weise seinen Vorderkörper — hierfür eignen sich

namentlich grössere Frösche — um ihn etwa bei dem nächsten Reize das Hinderniss überspringen zu sehen.

Es giebt aber noch ein weiteres Mittel, um jenen Sprung über ein Hinderniss hervorzurufen, welches darin besteht, dass man statt eines Buches (oder Brettchens) noch weitere zwei Brettchen unter rechtem Winkel an das erste ansetzt und den Frosch nun von der offenen Seite dieses Vierecks her mit dem Gesicht gegen das gegenüberliegende Brettchen aufstellt. So von drei Seiten eingeschlossen, springt er höchst regelmässig und ohne Schwierigkeit über das Hinderniss, entweder in gerader, öfters auch in schiefer Richtung nach der einen oder der anderen Seite. Bisher hatte ich, wie es Goltz gelehrt hat, den Reiz immer am Oberschenkel angebracht; dazwischen habe ich öfters mit dem Orte der Reizung gewechselt und dabei gefunden, dass ein Reiz, welcher an der Haut der Fusswurzel angesetzt wird, ganz besonders geeignet erscheint, um den enthirnten Frosch zu dem Ueberspringen zu bewegen.

Eine besondere Beobachtungsreihe habe ich noch zur Ausmittelung eines Factors angestellt, welcher in der Höhe des zu überspringenden Hindernisses gegeben ist. A priori liess sich erwarten, dass unser Frosch jedes beliebig hohe Hinderniss, wenn auch nicht überspringen — denn dafür wird es bald ein Maximum geben — so doch jedenfalls anspringen wird. Diese Voraussetzung wird aber aufs Bestimmteste widerlegt. Bringt man den Frosch in das offene Viereck, erhöht das ihm gegenüberliegende Brettchen auf das Doppelte, und reizt ihn zum Sprunge, so habe ich ihn unter keiner Bedingung gegen das doppelte Hinderniss anspringen sehen. Entweder setzt er überhaupt nicht zum Sprunge an, oder er setzt seitlich über die niedrige Barrière hinweg, oder er wendet sich sogar nach rückwärts um. Uebrigens findet man ganz ähnliche Angaben über den Frosch schon bei Renzi, die ich selbst erst viel später kennen lernte und die ich, ihrer merkwürdigen Uebereinstimmung mit meiner Beschreibung wegen, originaliter hier einflechten will. Derselbe schreibt l. c. p. 146: „La persistenza della percezione sensitiva della vista vi è altresi dimostrata nel modo il più manifesto. Era bello diffatti e soddisfacente vedere le rane rizzarsi (sich aufrichten) sotto le eccitazioni davanti ad un oggetto a loro opposto e saltarlo in così elegante maniera come se sane fossero e

passarvi al disotto se ivi esisteva uno spazio vuoto sufficcente al compimento di questa traslocazione o saltare di fianco all' oggetto stesso, se questo era troppo alto e sproporzionato alle forze musculari necessarie per saltarlo."

Endlich findet man unter den enthirnten Fröschen eine kleine Zahl, welche vor ein Hinderniss gebracht und zur Bewegung veranlasst, das Hinderniss zwar umgehen, aber niemals über dasselbe wegspringen. Ich habe auch hier die Bedingungen ermittelt, unter welchen dieses negative Resultat zur Beobachtung kommt; ich werde weiter unten ausführlich davon sprechen, kann aber hier im Voraus bemerken, dass es sich um kleine Verletzungen der hinter dem Grosshirn gelegenen Partien handelt, welche bei genügender Uebung in der Ausführung der Operation immer seltener werden.

Ein interessantes Experiment, das wir Goltz verdanken, ist jener Versuch, den ich kurzweg als Balancirversuch bezeichnen werde und der bekanntlich darin besteht, dass ein grosshirnloser Frosch auf ein Brettchen gesetzt, sofort in die Höhe zu steigen beginnt, wenn dasselbe gegen die Horizontale erhoben wird. Er klimmt das Brettchen in die Höhe und kommt nicht früher zur Ruhe als bis er mit ausgesuchter Geschicklichkeit die Kante des jetzt senkrecht gestellten Brettchens erreicht hat. Wird das Brettchen nun weiter wieder gegen die Horizontale geneigt, indem man die Bewegung in demselben Sinne fortsetzt, so kriecht er die andere Seite hinunter. Auch dieser Versuch ist leicht zu bestätigen und ich habe nur das hinzuzufügen, dass jener Frosch, welcher das Hinderniss überspringt, auch jedesmal den Balancirversuch auf das Prompteste ausführt und umgekehrt; aber auch hier findet man unter den enthirnten Fröschen einige, welche nicht balanciren.

Von den beiden Sinnen, dem Gesichts- und Tastsinn, ist, wie Goltz schon gesagt hat, der erstere für den Balancirversuch durchaus entbehrlich, denn Zerstörung des Auges oder Durchschneidung der *Nn. optici* beeinträchtigt den Erfolg nicht. Dagegen scheint der Tastsinn unerlässlich zu sein und jener Versuch kam nicht mehr zu Stande, wenn Goltz dem Frosche die Haut der hinteren Extremitäten abgezogen hatte. Dieser Versuch ist gerade in den Händen von Goltz nicht eindeutig, da er selbst gezeigt hat, wie hemmend sensible

Erregungen auf den Ablauf irgend eines centralen Vorganges einwirken können. Ohne indess an dem endlichen Goltz'schen Resultate zu zweifeln, habe ich dem Versuche eine einwurfsfreiere Form gegeben dadurch, dass der so operirte Frosch in eine 0,6 proc. Kochsalzlösung gesetzt und erst nach einigen Stunden, wenn er sich von der Operation erholt hatte, der Prüfung unterzogen wurde. War die Oberschenkelhaut in Breite von einem Centimeter noch stehen geblieben, so fing der Frosch, wie gewöhnlich zu steigen an, aber auf der Kante war das Balancement etwas mangelhaft. Auch wenn die Schenkelhaut vollkommen entfernt war, begann er wohl zu steigen, hörte aber nach einiger Zeit, ohne die Kante erreicht zu haben, wieder auf. Kurz man findet auch unter diesen günstigeren Bedingungen sehr bald eine Grenze, über welche hinaus ohne Schädigung des positiven Resultates eine Enthäutung des Frosches nicht vorgenommen werden darf. Das Goltz'sche Resultat ist also im Princip richtig, nur möchte ich demselben die Fassung geben, „dass einzelne Hautpartien in mässiger Ausdehnung entfernt werden können, ohne das Resultat wesentlich zu beeinträchtigen".

Hat der Frosch wieder auf seinem Brettchen die Horizontalebene erreicht und senkt man dasselbe nun gegen die Horizontale, so geht der Frosch rückwärts in die Höhe.

Bemerkenswerth bei diesen Versuchen ist endlich die Thatsache, dass unabhängig von den Bewegungen des Gesammtkörpers der Kopf selbständige Bewegungen ausführt; beim Erheben des Brettchens senkt er nämlich den Kopf und nähert ihn möglichst der Unterlage, beim Senken des Brettchens erhebt er den Kopf und entfernt ihn möglichst von der Unterlage.

Erhebt man das Brettchen zu langsam oder zu rasch, so pflegt der Frosch nicht zu klettern, aber es giebt für beide Fälle eine Geschwindigkeit, bei welcher der Frosch zwar nicht in die Höhe steigt, indess der Kopf noch die angegebenen Bewegungen macht.

Legt man den enthirnten Frosch auf den Rücken, so dreht er sich wieder in die normale Lage zurück; eine von allen Autoren übereinstimmend gemachte Beobachtung.

Der Gesichtssinn ist auch bei diesem Versuche entbehrlich.

Ein hervorragendes Interesse beanspruchen die Beobachtungen, welche man an enthirnten Fröschen macht, wenn dieselben ins Wasser

gebracht werden; Beobachtungen, wie sie zuerst von Vulpian, Cayrade und Onimus beschrieben worden sind.

Zu meinen Versuchen diente ein viereckiges Bassin, welches eine senkrechte Sandsteineinfassung hat und das durch ein in seinem Grunde verstellbar angebrachtes Ueberfallsrohr beliebig hoch gefüllt werden kann. Der Wasserstand wurde für die folgenden Versuche so eingerichtet, dass ein circa 15 cm hohes vollkommen senkrechtes Ufer frei blieb, welches auf seiner Höhe so breit war, dass ein Frosch sehr bequem darauf Platz finden konnte. Das Bassin befindet sich in einem Zimmer, das mit Oberlicht versehen ist. Wird nun ein enthirnter Frosch in das Bassin gesetzt, sei es behutsam oder mit raschem Wurf, so setzt er sich sofort in Bewegung und schwimmt, wie jene drei Forscher schon angaben, wie ein normaler Frosch; kommt er an die Wand des Bassins, so läuft er — so muss ich mich ausdrücken, denn die normale Schwimmbewegung hat aufgehört — an derselben entlang, wie es auch normale Frösche unter denselben Bedingungen thun, bis zur nächsten Ecke, wo er mit ausgebreiteten Extremitäten auf der Oberfläche des Wassers liegt und seine Augen, was man aufs Deutlichste beobachten kann, nach oben richtet, gleichsam die Höhe der steilen Wand betrachtend. Plötzlich erhebt sich der Vorderkörper und nun springt der Frosch gegen die Wand, deren freien Rand er mit den Vorderpfoten erreicht und festhält, um den Hinterkörper gewandt nachzuziehen und, wenn er oben unter sich Land hat, in seine gewohnte Ruhe zu versinken; oder aber der Sprung ist gleich so abgemessen, dass er oben direct auf dem Plateau ankommt. Die drei oben citirten Autoren, voran Vulpian, haben ebenfalls gesehen, dass ihre Frösche mit Erfolg das Ufer zu erreichen versucht haben, aber es handelte sich immer um ein geneigtes Ufer „le bord du vase est incliné“ und das senkrechte Ufer ist nach Onimus direct davon ausgeschlossen: „Si l'obstacle, le bord du vase .... est perpendiculaire et à pic, la grenouille s'arrête brusquement, et reste étendue immobile à la surface de l'eau.“ Ebensowenig zutreffend finde ich die Beobachtung desselben Autors, wonach Frösche ohne Grosshirn nur auf der Oberfläche schwimmen. Wenn man viel sieht, worauf eben alles ankommt, so beobachtet man oft genug, dass solche Frösche, wie normale, in allen Ebenen zu schwimmen vermögen.

Es sind das aber nicht alle enthirnten Frösche, welche das steile Ufer des Bassins hinauf springen; selbst nicht einmal alle diejenigen, welche auf dem Lande den Sprung über das Hinderniss machen, und es wechselt die Fähigkeit zum Sprunge auch bei demselben Frosche an verschiedenen Tagen. Aus meinen zahlreichen Beobachtungen hierüber habe ich den Eindruck mitgenommen, dass auch hier die Intensität der Beleuchtung von Einfluss ist, dass der Sprung häufiger gemacht wird, wenn die Sonne scheint und umgekehrt. Auch die Temperatur mag von Einfluss sein, insofern als die Wärme die Amphibien in wirksamster Weise belebt. Deshalb gelingen alle diese Versuche in der angegebenen Weise am besten in den Sommermonaten, wenn auch andere Zeiten nicht ausgeschlossen sind.

Schon oben sollte erwähnt werden, dass ich die Bedingungen aufgefunden habe, unter welchen auch normale Frösche den Balancirversuch ausführen in gleicher Weise wie solche ohne Grosshirn. Bringt man nämlich ein Brettchen etwa in die Mitte des Bassins, setzt einen normalen Frosch so behutsam auf dasselbe, dass er den Experimentator nicht sehen kann und erhebt nun von hinter dem Frosch her das Brettchen gegen die Horizontale, so setzt er sich sofort in Bewegung und vollführt das beschriebene Balancement. Unter den angegebenen Bedingungen macht der normale Frosch auch die Drehbewegungen (siehe weiter unten), wenn man von der Seite her das Brettchen in Drehung versetzt. Richtet man den Wasserstrahl einer gewöhnlichen, nicht zu grossen Spritze gegen den Frosch, so kann er lange Zeit unbewegt bleiben; endlich aber erhebt er plötzlich den Vorderkörper und im nächsten Augenblicke setzt er mit grossem Sprunge über das Wasser an das Ufer.

Auf diese Weise lassen sich diese Versuche auch an unversehrten Fröschen ausführen, während sie bisher nur an enthirnten Fröschen angestellt werden konnten. Es ist geradezu merkwürdig, welch' zwingenden Einfluss das umgebende Wasser auf den Inselbewohner ausübt, von dem wir sonst anzunehmen geneigt sind, dass ihm dieses Element angenehm und befreundet sein müsste.

Ich habe oben beabsichtigt von den Gründen zu sprechen, weshalb unter den enthirnten Fröschen stets einige gefunden werden, welche weder über die Barrière setzen, noch den Balancirversuch ausführen oder aus dem Wasser auf das steile Ufer springen. Zunächst bemerkt

man, dass bei fortgesetzter Uebung in der Technik der Operation solche Frösche immer seltener werden, was offenbar darauf hindeutet, dass die Hand des Ungeübten Nebenverletzungen der dahinter gelegenen Theile, also der *Thalami optici* in den Versuch trägt, die den Erfolg trüben. Um mir eine Vorstellung zu bilden von der Grösse der unbeabsichtigten Verletzung, welche genügend ist, um das angestrebte Resultat zu beeinträchtigen, streifte ich leicht mit einer glühenden Nadel über die vorderste Partie der *Thalami* — dieser Frosch springt nicht mehr über die Barrière etc. Man muss sich deshalb bei der Grosshirnexstirpation genau in den vorgeschriebenen anatomischen Linien halten, um die benachbarten *Thalami optici* nicht zu lädiren. Aber auch dann ist man des Erfolges nicht immer sicher, denn es bleibt noch die Bedingung zu erfüllen, dass das operirende Messer wirklich bloss schneidet und nicht zugleich zerrt oder drückt; man geht am sichersten, wenn man ein Messer führt, scharf wie ein Rasirmesser. Nach diesen Regeln erreicht man die höchste Zahl gelungener Experimente.

Fig. 3.

Dass unsere enthirnten männlichen Frösche energisch quacken, wenn man ihre Rückenhaut reizt, sei nur der Vollständigkeit wegen erwähnt. Doch möchte ich hier der neuen Entdeckung von Langendorff entgegentreten, dass der sogenannte Quackversuch ausschliesslich Folge doppelseitiger Opticusdurchschneidung sei [1]), womit in den bekannten Goltz'schen Versuchen die Exstirpation des Grosshirns jedesmal verbunden gewesen sein sollte. Das ist ein Irrthum, von dem man sich leicht überzeugen kann, wenn man die Grosshirnabtragung in der angegebenen Weise macht: bei der Section findet man die *Nn. optici* vollkommen unverletzt. Dieselbe Correctur hat die Langendorff'sche Behauptung auch jüngst durch Schlösser erfahren [2]).

Die Abtragung des Grosshirns empfehle ich mit einem Messerchen zu machen, wie es die Fig. 3 in natürlicher Grösse zeigt und zwar pflege ich in der Mittellinie beginnend nach links und rechts bis zum Rande hin (immer in den anatomischen Grenzen) das Messer zu führen.

---

[1]) Die Beziehungen des Sehorgans zu den reflexhemmenden Mechanismen des Frosches. Du Bois-Reymond's Archiv für Physiologie 1877.

[2]) Untersuchungen über die Hemmung von Reflexen. Ebenda 1880.

§. 2.

Analyse der Versuche.

Was an den Fröschen ohne Grosshirn sofort am meisten auffällt, ist die Thatsache, dass sie ohne äussere Anregung zu keiner Bewegung übergehen. Die Form, welche Goltz diesem Versuche gegeben hat, dass er seinen Frosch auf ein mit Kreide gezogenes Kreuz setzt und ihn dort nach Stunden und Tagen unverrückt wieder findet, kann den Ansprüchen vollkommen genügen. Nichtsdestoweniger ist nicht in Abrede zu stellen, dass man trotz Fernhaltens aller äusseren Reize, anscheinend spontane Bewegungen, wenn auch nicht sehr ausgiebige, beobachten kann. Diese letzteren können aber eine doppelte Ursache haben, nämlich einerseits hervorgerufen sein durch Reize, welche von der Hirnwunde selbst ausgehen, zu deren Entstehung der Heilungsprocess begreiflicherweise Veranlassung geben kann. In der That sieht man diese kleineren Bewegungen auch mehr in den ersten Tagen nach der Operation, als später, wenn der Heilungsprocess abgelaufen ist. Andererseits ist nicht zu leugnen, dass durch sogenannte innere Reize, welche z. B. vom Gefäss- und Verdauungssysteme auf das Bewegungscentrum ausgeübt werden, Bewegungen des Frosches entstehen können — aber sie sind die Ausnahme und dazu noch in der angegebenen Weise erklärbar. Nach der allgemeinen Methode unserer Beobachtungen müssen wir bekennen, dass ein des Grosshirns beraubter Frosch spontan nicht mehr in Bewegung kommt. Die meisten Autoren haben daraus geschlossen, dass das Grosshirn diejenigen Elemente besitzt, welche die willkürlichen Bewegungen einleiten und insofern dieselben der Ausfluss derjenigen Potenz sind, die man den Willen nennt, hat man in das Grosshirn den Sitz des Willens verlegt. Da der Wille durchaus „bewusst“ gedacht werden muss, so hat man weiter in das Grosshirn das Bewusstsein verlegt und alle Empfindungen demgemäss als bewusste Empfindungen in dem Grosshirn entstehen lassen.

Diese ganze Reihe von Schlüssen droht aber umzustürzen, wenn man ihnen durch Betrachtung der sofort beginnenden Schwimmbewegungen des ins Wasser gesetzten grosshirnlosen Frosches ihre Basis entzieht

Auf diesem Wege haben in der That Desmoulins und Magendie[1]) dem Grosshirn die Spontaneität der Bewegungen abgesprochen. Aber wenn man sieht, dass derselbe Frosch, wenn er das Ufer erreicht hat, sofort jede Spontaneität einbüsst und man folgerichtig nunmehr schliessen müsste, dass für den Frosch auf dem Lande die Spontaneität der Bewegungen vom Grosshirn, für jenen im Wasser nicht davon, sondern von dahinter gelegenen Hirntheilen abhängen müsste, so läge das Unhaltbare dieses Schlusses wohl auf der Hand. Man muss ihn deshalb aufgeben und festhalten, dass die Spontaneität der Bewegungen an das Grosshirn gebunden ist. Hingegen stehen wir nunmehr vor der Aufgabe zu erklären, weshalb der enthirnte Frosch, wenn er ins Wasser gesetzt wird, anscheinend spontane Bewegungen ausführt.

Diese Aufgabe fällt zusammen mit der Frage nach der Ursache der Schwimmbewegungen, die wir später ausführlich untersuchen werden. Hier wollen wir vorläufig auf Grund der directen Beobachtung in Uebereinstimmung mit Vulpian annehmen, dass der Contact der Körperoberfläche mit dem Wasser den Reiz darstellt, durch welchen die Schwimmbewegungen hervorgerufen werden. Vulpian's eigene Worte lauten (l. c. p. 682): „Il se produit alors (nach Abtragung des Grosshirns) évidement une excitation partieulière de toute la surface du corps en contact avec l'eau."

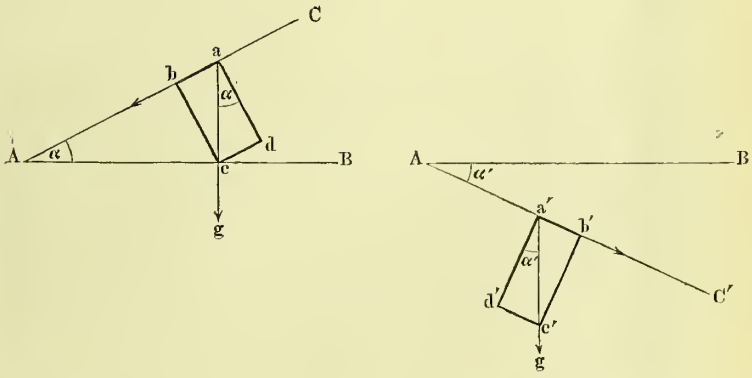
Wir wenden uns jetzt zu der Frage, weshalb der enthirnte Frosch die schiefe Ebene hinaufklettert. Erwägt man, dass die Bewegung des Brettchens für den darauf sitzenden Frosch relativ keine Bewegung bedeutet, da die Lage seines Körpers gegen die Unterlage keinerlei Veränderung erfährt, so ist der einfache Hinweis auf die Hautempfindungen, namentlich etwa auf das Tastvermögen der Haut, ungenügend, weil entsprechende Verschiebungen der Haut gegen die Unterlage gar nicht stattgefunden haben. Betrachten wir den Frosch in dieser Situation auf dem Versuchsbrettchen in horizontaler Lage, entspreehend der Ebene in AB (Fig. 4), so wird er durch die Schwerkraft angezogen mit einem Werthe:

$$g = \frac{P}{m},$$

[1]) A. a. O. S. 626.

wenn g die Schwerkraft, P das Gewicht und m die Masse des Frosches bezeichnen. Diese Kraft presst ihn gegen die Unterlage und nach dem Gesetze von der Action und der Reaction wird derselbe Druck von der Unterlage gegen die Unterstützungsfläche des Frosches ausgeübt. Der Druck der Unterlage, den einerseits die Haut, andererseits die Muskeln als Gegendruck empfinden, würde unter anderen Verhältnissen einen Reiz mit nach aussen wahrnehmbarem Effecte auf das Thier ausüben. Dass dies hier nicht der Fall ist, kommt offenbar daher, weil dieser Factor continuirlich wirksam ist und dadurch den Werth eines Reizes verliert. Wenn nun das Brettchen mit dem Frosche erhoben wird, etwa bis zu AC um den Winkel α, so wird die Schwerkraft nicht

Fig. 4.



mehr in ihrer vollen Grösse den Frosch gegen die Unterlage pressen, sondern nur mit einem gewissen Bruchtheile, der sich berechnen lässt. Ist nämlich a der Schwerpunkt des Frosches, in welchem die ganze Wirkung der Schwerkraft concentrirt gedacht werden kann, ist $ac = g$, senkrecht zur Horizontale AB die Richtung der Schwerkraft, so können wir dieselbe in zwei Componenten, nämlich ab parallel der schiefen Ebene AC und ad senkrecht darauf zerlegen. Diese letztere stellt den Antheil der Schwere dar, welche jetzt den Frosch gegen die Unterlage presst; dieselbe ausgewerthet ist

$$ad = g \cdot \cos \alpha.$$

Der Werth ad hängt nunmehr von dem Werthe des Cosinus des Neigungswinkels ab (wie leicht zu übersehen ist $< CAB = < cad = \alpha$); da der Cosinus für unsere Verhältnisse zwischen 1 und 0 liegt,

so muss sein Werth gleich einem echten Bruche und sonach $ad < g$ sein. Da im Balancirversuche das Brettchen aus seiner horizontalen Lage allmälig bis in die verticale Stellung bewegt wird, so dass der Winkel α alle Werthe von 0 bis 90° durchläuft, so wird ad innerhalb der Grenzen fortwährend abnehmen und zwar wird:

$$\text{für } \alpha = 0^0,\ ad = g,$$
$$\text{„ } \alpha = 90^0,\ ad = 0,$$

d. h. der Druck auf die Unterlage oder der Gegendruck nimmt mit zunehmendem Neigungswinkel von g bis 0 stetig ab.

Die andere Kraftcomponente ist:

$$ab = g \sin \alpha,$$

auch sie muss kleiner als g sein, weil der Sinus sich ebenfalls nur zwischen den Werthen 0 und 1 bewegt, aber da der Sinus von 0 bis 1 wächst, so wird auch ab von $ab = 0$ bis $ab = g$ fortwährend zunehmen, d. h. die Kraft, welche den Frosch die schiefe Ebene herunterzieht, wird von 0 bis g resp. ihrem Maximum fortwährend wachsen.

Betrachten wir nunmehr die andere Form des Versuches, nämlich die, dass wir die Unterstützungsebene, auf der sich unser Frosch befindet, nicht erheben, sondern senken, etwa bis AC' um den Winkel α'. Wenn wir hier ebenso wie oben die Schwerkraft in die zwei Componenten $a'b'$ und $a'd'$ zerlegen, so erhalten wir wieder:

$$a'd' = g \cos \alpha'$$
$$a'b' = g . \sin \alpha',$$

d. h. wie oben nimmt mit zunehmendem Neigungswinkel der Druck gegen die Unterlage ab, während die Kraft, welche den Frosch die schiefe Ebene herunterzieht, fortwährend wächst. Diese beiden Kräfte werden nunmehr, da sie stetige Schwankungen sind, als Reize wirken und den Frosch zur Bewegung anregen, was näher zu untersuchen ist. Die eine Kraft, welche durch den Druck repräsentirt ist, den die Unterlage gegen den Frosch ausübt, müsste ihn zu einer Bewegung in der Richtung der Normalen der schiefen Ebene führen, d. h. er würde von der Unterlage abgehoben werden; das kann aber niemals eintreten, weil ein gleich grosser Druck in entgegengesetzter Richtung den Frosch auf die Unterlage presst. Diese Kraftentfaltung kann daher niemals Ursache einer Locomotion sein. Bleibt also nur noch die andere Kraft, welche den Frosch die schiefe Ebene herunterzuziehen bestrebt ist.

Denken wir uns dieselbe durch ein entsprechend schweres Gewicht repräsentirt, das bei der ersten Form des Balancirversuches am Beckenende, in der anderen Form am Kopfende des Frosches einen Zug ausüben würde. Der Frosch reagirt erfahrungsgemäss auf einen Reiz so, dass er dem Reize zu entfliehen oder auch die Ursache des Reizes zu entfernen resp. aufzuheben sucht, oder auch beides zugleich. Er wird diesen Zweck in beiden Fällen hier am einfachsten so erreichen, dass er einen der Richtung des Zuges entgegengesetzten Weg einschlägt; dies führt ihn beide Male die schiefe Ebene hinauf, aber das eine Mal im Vorwärtsgang, das andere Mal im Rückwärtsgang. Mit dem Beginne der Bewegung wird aber auch wieder angefangen dem Reize zu genügen resp. die Ursache des Reizes aufzuheben, indem die für das Aufklimmen nothwendige Muskelanstrengung und die Ortsveränderung eine Zunahme der Muskel- und Hautempfindungen hervorbringt. Trotzdem hört der Reiz zu wirken nicht auf, weil durch die zunehmende Neigung der schiefen Ebene jener Factor immer wieder von Neuem sich erzeugt. Erst wenn das Brettchen die verticale Stellung und der Frosch die hohe Kante erreicht hat, verschwindet jede Bewegungsursache, weil die Schwerkraft wieder in normaler Grösse auf den Frosch einzuwirken im Stande ist. Was die in Anspruch genommenen Empfindungen der Muskeln und der Haut anbetrifft, so handelt es sich nach der ganzen Art der Entwickelung vorzugsweise um Druckempfindungen. Es ist aber wohl zweifellos, dass im Augenblick, wo der Frosch sich zu bewegen beginnt und seine bisherige relative Ruhe in eine Bewegung umwandelt, auch die anderen Empfindungen der Haut, ich meine die Tastempfindungen, an der Fortführung dieser Bewegungen Antheil haben werden.

Das physiologische Princip, das eben zur Anwendung gekommen ist, bedarf, da es der Erfahrung entspricht, keines Beweises, um so weniger, als die Physiologie des Rückenmarkes davon schon lange Gebrauch gemacht hat. Die hier behandelte Bewegung lehnt sich, ohne mit jener identisch sein zu wollen, direct an die dort geläufigen Reflexbewegungen an und der Vortheil, der uns aus dieser Art der Betrachtung erwächst, liegt darin, diese Bewegung auf jene uns soweit vollkommen geläufigen Bewegungen zurückgeführt zu haben. Es kann keinen Unterschied machen, dass die Balancirbewegung noch complicir-

ter ist, als die vom Rückenmark ausgehenden zweckmässigen Bewegungen, und wenn wir einmal dort die Mechanik der Bewegungen gefunden haben werden, so wird sie direct auf unsere Bewegung Anwendung finden müssen.

Warum unser Frosch den Kopf das eine Mal anders trägt, als das andere Mal, kann erst später erörtert werden.

Der Balancirversuch, nach den angegebenen Gesichtspunkten behandelt, verzichtet auf besondere Gleichgewichtsbestrebungen, die den Frosch bewusst oder unbewusst zu bestimmten Bewegungen anregen. Denn, was der Frosch empfindet, wissen wir nicht und können wir auch nicht erfahren; wenn wir aber davon reden, wie es bisher zu geschehen pflegt, dass er das Bestreben hat, sein Gleichgewicht zu erhalten, so urtheilen wir damit über sein Wollen und Empfinden, d. h. diese Darstellung ist subjectiv. Solche Auffassung muss aber aus Mangel jeder subjectiven Erkenntniss verlassen und unsere Darstellung auf objective Erkenntniss basirt werden, denn davon wissen wir etwas und können noch mehr erfahren. Diese Bemerkungen mögen auch zur Erklärung dienen für die hier gewählte, manchem Leser vielleicht etwas auffallende Form der Darstellung.

Wir schreiten nunmehr zur Analyse des Falles, dass der enthirnte Frosch, wenn man ihn auf den Rücken legt, immer wieder in die Bauchlage zurückkehrt.

Obgleich dieser Versuch nicht charakteristisch ist für diesen Abschnitt des Gehirns, weil dieselbe Erscheinung wiederkehrt auch nach Abtragung von noch mehr Hirn, so muss er doch hier discutirt werden, weil er uns zu einem ganz besonderen Principe führen wird.

Dass es die Empfindungen der Rückenhaut sind, welche den Frosch in die Bauchlage zurückführen, liegt so sehr auf der Hand, dass es einer Bestätigung durch den leicht anzustellenden Versuch kaum bedürfen sollte. Dieser Ueberlegung würde ich, wie Jedermann, gefolgt sein, wenn nicht Erfahrungen an anderer Stelle mich gemahnt hätten, diese Erklärung durch das läuternde Feuer des Experimentes zu führen. Wenn man einem enthirnten Frosche die Rückenhaut abzieht und ihn auf den Rücken legt, so dreht er sich doch wieder in seine normale Lage zurück; selbst dann, wenn man dazu auch die Haut des Kopfes entfernt. Daraus folgt doch zweifellos, dass die dorsalen Hautempfindungen zum wenig-

sten nicht die einzige Ursache der Retrosubversion[1]) sein können, dass man dafür nach Gründen noch anderer Art zu suchen haben wird.

Um diese finden zu können, ist es nöthig auf folgende Betrachtung einzugehen: Wir sprechen von der Erhaltung des Gleichgewichts, sowohl bei den leblosen, wie bei den lebenden Objecten, was doch nichts Anderes heisst, als dass alle diese Objecte sich im Gleichgewicht befinden, wenn ihr Schwerpunkt genügend unterstützt ist. Diese Ausdrucksweise ist vollkommen streng für die unbelebten Objecte, ist es aber nicht mehr für die belebten Objecte der Natur, deren Schwerpunkt in sehr verschiedener Weise ausreichend unterstützt sein kann, ohne dass sie in der gegebenen Lage bleiben, vielmehr erneute Anstrengungen machen, um in ihre ursprüngliche Lage zurückzukehren. Ich denke hierbei z. B. an die Bewegungen des Seesternes, die ich vor Jahren beschrieben habe: Legt man einen normalen Seestern auf den Rücken, so dreht er sich mit ausserordentlicher Gewandtheit immer wieder auf die Bauchseite zurück. Das Alles obgleich doch der Schwerpunkt des Körpers auch in der Rückenlage ausreichend unterstützt ist! Ich habe das Beispiel von so weit hergeholt, um das Wesen der Sache an einem Thiere zu zeigen, dessen vitale Bestrebungen doch auf relativ niedriger Stufe stehen. Viel näher liegt uns die directe Beobachtung beim Frosche und zwar in Gestalt jenes Versuches, den wir oben zu analysiren hatten und bei dem wir uns überzeugen konnten, dass die Empfindungen des Rückens für die Erklärung nicht ausreichen können. Aus den Beobachtungen und Ueberlegungen folgt, dass, um im Gleichgewichte zu sein, bei den lebendigen Objecten nicht allein die Unterstützung des Schwerpunktes ausreicht, sondern dass eine ganz bestimmte Orientirung der Theile vorhanden sein muss, die sich nicht nach dem umgebenden Raume bestimmen lässt, sondern es handelt sich um die Festhaltung einer ganz bestimmten Lage. Die Gleichgewichtslage der lebendigen Objecte ist demnach bestimmt durch das **Gleichgewicht des Schwerpunktes** und durch das **Gleichgewicht der Lage.**

Das Gleichgewicht des Schwerpunktes ist gegeben, wenn der Schwerpunkt des Thieres ausreichend unterstützt ist; Störungen im Gleich-

---

[1]) Dies sei ein kurzer Ausdruck für das Bestreben des Frosches aus der ihm aufgezwungenen Rückenlage in die Bauchlage, als Normallage, zurückzukehren.

gewichte dieses Bereiches werden durch zweckmässige Bewegungen corrigirt, die so lange anhalten, bis der Schwerpunkt auf irgend eine Weise wieder genügend gestützt ist. Dass das Gleichgewicht des Schwerpunktes aber gefährdet ist, darüber wird das Thier durch die Abnahme der Druckempfindungen in Haut und Muskeln unterrichtet. Das Gleichgewicht der Lage ist gegeben, wenn das Thier seine normale Lage inne hat; jede Verrückung aus derselben leitet Bewegungen ein, die darauf abzielen, die alte Lage wieder einzunehmen. Welches aber die Mittel sind, die das Thier über die veränderte Lage unterrichten, liegt hier nicht so ohne Weiteres auf der Hand und muss daher besonders untersucht werden. Vorher mag noch bemerkt werden, dass Vulpian, dem, wie ich später fand, der Grundversuch sowie die Modification desselben mit Abziehen der Rückenhaut bekannt waren, annähernd ähnliche Gedanken ausgesprochen, aber nicht weiter verfolgt hat; er sagt (l. c. p. 539): „Il s'agit bien dans ce cas d'une sorte d'action réflexe, comme je l'ai dit, et d'une action déterminée, non pas par le contact de la peau de la région dorsale avec le sol ou la table d'expériences mais par la simple subversion de l'attitude normale. Cette subversion produit une excitation qui provoque l'ensemble des mouvements nécessaires au retour à cette attitude etc."

Scheinbar zu ähnlicher Betrachtung ist auf Grund von Versuchen an Fischen L. Chabry[1]) gekommen; wenigstens unterscheidet er ebenfalls „l'équilibre de poids et l'équilibre de position", was genau die Uebersetzung meiner Bezeichnung ist, aber sein „équilibre de position" hat einen völlig anderen Sinn und entspricht in keiner Weise dem „Gleichgewicht der Lage".

Wir werden nunmehr zu untersuchen haben, durch welche Mittel das Thier über die veränderte Lage seines Körpers so unterrichtet wird, dass es im gegebenen Falle diese Aenderung corrigiren kann.

Wir wollen den Froschkörper für den vorliegenden Zweck aus mehreren, sagen wir z. B. aus zwei beweglichen Theilen zusammengesetzt denken, nämlich einerseits aus dem Rumpf und den Extremitäten und andererseits aus dem Kopfe, die beide mit einander unbeweglich

---

[1]) L. Chabry, Sur l'équilibre des poissons. Robin's Journal f. Anatomie etc. 1884.

verbunden gedâcht werden mögen. Jeder dieser Theile hat einen eigenen Schwerpunkt, der irgendwo liegen möge, was nicht weiter interessirt; aber soviel ist sicher, dass das ganze System sich im Gleichgewichte befinden wird, wenn der gemeinsame Schwerpunkt beider Theile genügend unterstützt ist, der jedoch in einen dieser Theile, z. B. in den Rumpf, fallen kann. Wird aber die Verbindung zwischen Rumpf und Kopf durch ein Gelenk mit entsprechendem Bandapparat so beweglich gemacht, dass der Kopf Bewegungen gegen den Rumpf in einer oder mehreren Ebenen ausführen kann, so wird das ganze System in einer gewissen gegenseitigen Lage zwar noch immer denselben Gleichgewichtsbedingungen unterliegen, aber der Schwerpunkt des Kopfes wird jetzt seinerseits die Stellung des ganzen Systems insofern beeinflussen, als durch die Bewegungen desselben der gemeinsame Schwerpunkt des Systems mit jenen verschoben werden kann, d. h. dass es in Folge der Kopfbewegungen sehr viele Lagen geben wird, in denen das ganze System sich im Gleichgewichte befindet. Wenn man aber festsetzt, dass trotz der Beweglichkeit des Kopfes der letztere immer eine bestimmte Lage gegen den Rumpf haben soll, um das ganze System im Gleichgewichte zu halten, wobei die Bänder des Gelenkes eine ganz bestimmte Spannung haben sollen, welche als die Ruhelage der Spannung bezeichnet werden möge, so wird bei jeder anderen Lage resp. Haltung des Kopfes eine positive oder negative Spannung dort auftreten, welche in dem Sinne wirken wird, die Ruhelage des Kopfes wieder herzustellen. Mechanisch würde diese Einrichtung der vorgelegten Aufgabe genügen, physiologisch können wir die Empfindlichkeit dieser Einrichtung noch steigern, wenn wir den Kopf nicht allein durch elastische Bänder, sondern auch durch quergestreifte Muskeln tragen lassen oder mit anderen Worten, das Gleichgewicht der Lage wird durch die Zunahme oder Abnahme der Spannung erhalten, welche bei jeder Lageveränderung im Kopfgelenke, seinen Bändern und den zugehörigen Muskeln auftritt. Alle drei Theile sind mit Nerven versehen, welche durch die geänderte Spannung gereizt werden; diese Erregungen werden zum Gehirn geleitet, wo sie die corrigirenden Bewegungen auslösen. Wenn man bei einem Frosche sämmtliche Muskeln durchschneidet, welche vom Kopfe zum Rumpfe treten, so hört die Fähigkeit, das

Gleichgewicht der Lage festzuhalten, nicht auf, weil die Empfindungen des Gelenkes die Function jetzt allein vertreten.

Da die Spannung in dem Kopfgelenke durch die Bewegungen des Kopfes bestimmt wird, durch welche das Gleichgewicht des Schwerpunktes des Kopfes und mittelbar auch jenes des Schwerpunktes des Gesammtkörpers verschoben werden kann, so ist das Gleichgewicht der Lage von dem Gleichgewicht des Schwerpunktes des Kopfes abhängig. Wir werden daher in Zukunft uns stets zu erinnern haben, dass bei allen Gleichgewichtsbetrachtungen die Schwerpunktsverhältnisse des Rumpfes und des Kopfes gemeinsam und gesondert anzustellen sind.

Diese Hypothese muss, wie auf der Hand liegt, Geltung haben für sämmtliche Wirbelthiere; dagegen ist sie, obgleich ich oben aus dem Reiche der Wirbellosen den Seestern angeführt habe, auf dieses Reich nicht ohne Weiteres anzuwenden. Eine wesentliche Stütze findet sie in der Thatsache, die ich hier schon vorweg nehmen will, dass das Gleichgewicht der Lage beim Frosche bei zunehmenden Hirnabtragungen gerade so lange vorhanden ist, als das eindeutig für die Kopfbewegungen aufgefundene Kopfcentrum noch erhalten bleibt, dass es mit jenem steht und fällt.

Legt man den enthirnten Frosch auf den Rücken, so ist das Gleichgewicht des Schwerpunktes auch bei dieser Lage gegeben, aber das Gleichgewicht der Lage ist gestört und die Reizung zur Correctur derselben geht von der negativen Spannung innerhalb der Organe aus, welche den Kopf tragen, der jetzt durch die Unterlage gestützt wird. Man sieht daher nicht selten, dass der Frosch die Rückenlage duldet, wenn der Kopf nicht auf der Unterlage ruht, sondern von derselben absteht, so dass die Kopfhalter ihre natürliche Spannung behalten. Sowie man den Kopf auf die Unterlage sanft niederdrückt, beginnen sogleich die Bestrebungen, um die normale Bauchlage zu gewinnen.

Aus den Betrachtungen auf der letzten Seite fliesst ganz direct die oben ausgesetzte Erklärung für die Thatsache, dass im Balancirversuch der Frosch neben den Bewegungen des Gesammtkörpers noch besondere Bewegungen des Kopfes macht und zwar so, dass er beim Erheben des Brettchens den Kopf senkt, beim Senken des Brettchens den Kopf erhebt. Dass der Kopf unter den gegebenen Bedingungen

selbständige Bewegungen macht, folgt direct aus der obigen Ableitung, wonach jede Veränderung im Gleichgewicht des Schwerpunktes das Gleichgewicht der Lage verändern muss, ein Vorgang, der seinen Ausdruck findet in der Bewegung des Kopfes. Erhebt man das Brettchen, so wird in dem Kopfgelenke der Druck zu- und die Muskelspannung abnehmen; diese Aenderung leitet nach dem oben angeführten allgemeinen Principe eine Bewegung ein, welche diesen Reiz entfernen soll, also diese beiden Druckgrössen wieder normal machen soll, worauf der Kopf sich senkt. Wenn man das Brettchen senkt, so zieht das oben supponirte Gewicht nicht allein am Gesammtkörper, sondern auch allein am Kopfe, wodurch derselbe vom Rumpfe entfernt werden soll. Das giebt in dem Gelenk selbst Abnahme und in den Muskeln Zunahme des Druckes, d. h. das Umgekehrte, wie oben, worauf auch die umgekehrte Bewegung, d. h. die Hebung des Kopfes folgen muss.

Wir kommen jetzt zur Analyse der Versuche, welche zu der Frage leiten, ob ein grosshirnloser Frosch sehend oder blind ist. Diese Frage gehört zu den wenigen im Gebiete der Hirnphysiologie, welche schon seit längerer Zeit von allen Autoren, die sich darüber zu äussern Veranlassung hatten, übereinstimmend im bejahenden Sinne beantwortet worden ist. Die letzte Untersuchung auf diesem Gebiete, welche von Blaschko unter H. Munk's Leitung gemacht worden ist, führte zu folgendem Schlusse: „Der grosshirnlose Frosch hat Gesichtswahrnehmungen, die er im Gedächtniss zu behalten und für seine Bewegungen zu verwerthen weiss. Das ist aber das Höchste, was ein Frosch überhaupt mittelst seiner Sehwerkzeuge zu leisten vermag, besser sieht ein gesunder Frosch auch nicht.“ Ich habe nach meinen eigenen Erfahrungen dem nichts weiter hinzuzufügen, als dass ich diese Folgerung in ihrem ganzen Umfange bestätigen kann; ich möchte nur noch bemerken, dass, wenn das geschickte Umgehen eines Hindernisses schon für die Erhaltung des Sehens spricht, das in ganz ausserordentlichem Falle von der Beobachtung gilt, welche oben beschrieben worden ist, die darin besteht, dass der ins Wasser gesetzte Frosch ganz deutlich die Augen nach oben wendet und die Blickebene erhebt, gleichsam um die zu überwindende Höhe zu taxiren. Der Eindruck, den man von diesem leicht mit Musse zu beobachtenden Vorgange erhält, ist so überzeugend, dass er allein ausreichen würde, um die Fähigkeit des Sehens darzuthun.

Hierbei möchte ich auf einige Thatsachen hinweisen, welche uns einen Fingerzeig geben, wie der Wille auf die Bewegungen einwirkt. Wenn man einen völlig normalen Frosch vor ein Hinderniss setzt, so giebt das Netzhautbild desselben allein noch nicht die Ursache, um das Hinderniss zu umgehen oder zu überspringen. Wenn dieser Vorgang stattfinden soll, so muss der Wille des Frosches die Anregung dazu geben, worauf der Sprung unter Verwerthung des Netzhautbildes erfolgt. Der grosshirnlose Frosch, vor ein Hinderniss gestellt, erhält davon ebenfalls ein Netzhautbild, das allein aber ebenfalls ihn noch lange nicht zum Sprunge anregt. Da ihm der Wille fehlt, so tritt dafür der periphere Reiz und darauf ein Sprung ein, den wir als einen Reflexvorgang im weitesten Sinne auffassen können. Diese Betrachtung wird durch folgende Beobachtung noch illustrirt: Wenn man den grosshirnlosen Frosch so ins Wasser setzt, dass er unbeweglich auf der Oberfläche sitzen bleibt — die Mittel dazu werden später angegeben werden —, so macht der Frosch keinen Versuch ans Land zu springen. Ein besonderes Interesse haben diese kleinen Züge durch den Schluss, den man daraus ziehen kann, dass nämlich das Locomotionscentrum, auf welches der Wille wirkt, identisch sein kann mit jenem, auf das der periphere Reiz einwirkt. Man kann den Willensimpuls damit in seiner einfachsten Form als eine Erregungsquelle auffassen, wie irgend einen uns gut bekannten peripheren Reiz, so dass die Abtragung des Grosshirns in dieser Richtung dasselbe leistet, wie die Durchschneidung eines centripetalen Nerven.

Wenn der Frosch das eine Mal das Hinderniss umgeht, das andere Mal dasselbe überspringt, so sind das nur quantitative Unterschiede; das Wesen der Erscheinung ist dasselbe: zweckmässige Verwerthung seiner Gesichtseindrücke; dasselbe gilt für den Sprung aus dem Wasser auf das steile Ufer. Der eigentlich entscheidende Factor nach dieser Richtung scheint mir die Beleuchtung zu sein, die Intensität der Erregung, welche die Netzhaut trifft; denn zweifellos gehen alle diese Versuche am besten und vielleicht nur bei hellem Sonnenschein. Daher gelingen sie am häufigsten im Sommer, in dem auch noch ein anderes wesentliches Moment hinzukommt, nämlich die Lebhaftigkeit der Thiere (ausgenommen ist die Zeit der höchsten Temperatur, bei welcher die Frösche wieder leiden).

Die letzten Versuche, welche über das Sehen des grosshirnlosen Frosches entschieden haben, regen in eindringlicher Weise die Frage

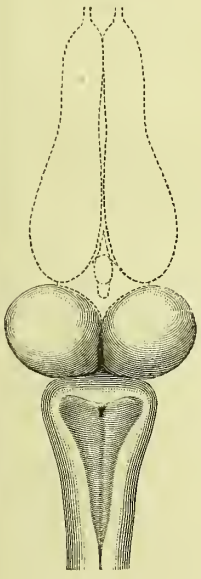
an, ob diese Bewegungen, wie das Ueberspringen der Hindernisse und namentlich die Hoffnungslosigkeit eines jeden Versuches gegenüber zu hohen Hindernissen, bewusste Handlungen oder ob sie in die Kategorie der Reflexbewegungen im weitesten Sinne zu rechnen sind. Das ist dieselbe Frage, welche vor fast einem Menschenalter für die Reflexbewegungen des Rückenmarkes gestellt und dort nicht erschöpfend beantwortet worden ist. Aber die heissen Kämpfe, welche seiner Zeit um diese Frage geführt worden sind, haben doch die Erkenntniss angebahnt, dass einmal die Zweckmässigkeit einer Bewegung, welche zu Gunsten der bewussten Handlung in die Discussion geworfen worden war, nicht ausschlaggebend sein kann und dass wir andererseits keine wissenschaftliche Methode besitzen, um bei Thieren diese und ähnliche Fragen zu entscheiden.

§. 3.

Abtragung des Grosshirns und der Sehhügel.

Die in der Ueberschrift angegebene Operation ist merkwürdigerweise von keinem der Experimentatoren, welche sich eingehend mit dem Studium des Froschhirns beschäftigt haben, ausgeführt worden. Nur bei Eckhard, der auf diese Lücke aufmerksam macht, findet sich eine auf gelegentlicher Erfahrung fussende Bemerkung, dass nach Abtragung der Sehhügel „ein Vorwalten mehr kriechender als springender Bewegungen und nur unvollkommene Aequilibrirungsversuche auf der schiefen Ebene“ bemerkt wurden.

Fig. 5.



Geschieht die Trennung in den schrägen Linien, welche die Sehhügel von den Vierhügeln trennt und führt man den Schnitt bis auf den Boden der Schädelbasis, wobei stets die *Nn. optici* durchschnitten werden (siehe die nebenstehende Fig. 5), so findet man ausnahmslos etwa nach zwei Stunden eine Farbenveränderung der Haut, durch welche selbst das hellste Grün in Dunkelbraun übergeführt wird. Die Verfärbung ver-

schwindet erst mit dem Tode des Thieres, wie lange dasselbe auch leben möge.

Wenn man diesen Frosch mechanisch, z. B. an der Hinterpfote, wiederholt reizt, so führt er einen anscheinend normalen Sprung aus, der allenfalls etwas plump ausfällt, doch ist es im Allgemeinen schwierig, die Grösse der Abweichung vom Normalen anzugeben, denn viel ist es sicherlich nicht und bedarf zur Constatirung grosser Aufmerksamkeit und Erfahrung. Sowie der ausgeführte Sprung beendet ist, sieht man, dass die Hinterpfoten nicht sogleich in ihre normale Lage gebracht werden, sondern erst gegen den Rücken hinaufgezogen werden in einer sehr eigenthümlichen Weise, die an das entsprechende Phänomen bei der Nicotinvergiftung derselben Thiere erinnert. Im Ganzen findet der Sprung keinen momentanen, sondern nur allmäligen Abschluss, wie auch Eckhard schon gesehen hat. Was die Vorderpfoten anbetrifft, so werden dieselben häufig mit der Dorsal- statt der Volarfläche aufgesetzt, doch kann ich diesem Symptome nicht so viel Bedeutung beilegen, als es von den Autoren sonst geschieht, weil auch normale Frösche es damit nicht immer so genau nehmen.

Was die kriechenden Bewegungen betrifft, deren Eckhard Erwähnung thut, so habe ich sie ebenfalls beobachtet, aber nur kurz nach der Operation; nach 24 Stunden sind sie stets verschwunden und erschienen niemals wieder, wesshalb diese Erscheinung ohne wesentliche Bedeutung ist.

Bringt man den Frosch auf die schiefe Ebene und erhebt dieselbe, so senkt er zwar den Kopf gegen die Unterlage, macht aber niemals auch nur den leisesten Versuch in die Höhe zu steigen, fällt vielmehr bei fortgesetzter Neigung wie leblos herunter. Ich mache diese Versuche stets über Wasser, weil der Frosch beim Herunterfallen keinen Schaden nimmt, während das Herabfallen auf die Tischplatte nicht ohne nachtheilige Folgen ist. Senkt man das Brettchen gegen die Horizontale, so erhebt er den Kopf. Ich habe solche Frösche über vier Wochen am Leben erhalten und beobachtet, dass der sogenannte Balancirversuch definitiv ausfällt. Legt man den Frosch auf den Rücken, so dreht er sich wieder auf die Bauchseite zurück. Was die Prüfung der Sehfunctionen anbetrifft, so war eine solche von vornherein ausgeschlossen, weil unser Operationsverfahren die Zerstörung der *Nn. optici*

einschliesst. Da ich aber ein wesentliches Interesse daran hatte, zu erfahren, ob und welchen Einfluss die Sehhügel bei jenen durch Reizung des Gesichtssinnes hervorgerufenen Bewegungen besitzen, so habe ich die Sehhügel von oben her mit einer glühenden Nadel bis zu genügender Tiefe zerstört und dabei die *Optici*, welche am Grunde der Sehhügel einherziehen, geschont. Wie ich nach meinen früheren Versuchen voraussetzen konnte, genügte diese Verletzung, um den Balancirversuch unmöglich zu machen, ebensowenig springt der Frosch über ein Hinderniss, aber vor dasselbe gesetzt und mechanisch gereizt, weiss er demselben auszuweichen. Diese letzte Thatsache hat auch Blaschko fast in derselben Weise mitgetheilt.

Die bisher mitgetheilten Merkmale waren wesentlich Ausfälle, also negative Merkmale; wir finden indess auch ein positives Merkmal für unseren Frosch, wenn wir nämlich sein Verhalten im Wasser untersuchen. Hierbei erinnere man sich aber genau des Verhaltens eines nur enthirnten Frosches, welcher, ins Wasser gesetzt, sogleich zu schwimmen beginnt. Unser jetziger Frosch, ins Wasser gesetzt, zögert ein wenig, macht aber nach kurzer Zeit eine Reihe vollkommen normaler Schwimmbewegungen.

Hierbei empfiehlt es sich im Interesse eines gesicherten Verständnisses, einige wesentliche Bemerkungen über das Schwimmen des normalen Frosches einzuflechten, welche zur Beurtheilung des Kommenden durchaus nothwendig sind. Der normale Frosch vermag sich nämlich in zwei ganz verschiedenen Formen im Wasser fortzubewegen. Die eine Form ist die, dass er, wie auf dem Lande, die Vorderpfoten vor sich hinsetzt, während die Hinterpfoten leichte Ruderbewegungen machen und niemals in vollkommene Streckung übergehen. Diese Manier wird immer nur für langsame Bewegungen verwendet, um sich in einem kleinen Umkreise zu bewegen. Wenn er aber flieht, wenn seine Bewegungen sehr rasch werden wollen, dann legt er die beiden Vorderpfoten flach an den Leib parallel mit der Längsaxe desselben, die Hinterpfoten machen periodische kräftige Stossbewegungen, wobei sie jedesmal in volle Streckung übergehen; auch der Rumpf scheint in ganz bestimmter Weise sich den Verhältnissen activ anzuschliessen, so dass nunmehr der Frosch, seinem Aussehen nach, wie ein Pfeil durch die Fluth schiesst. Diese Art ist offenbar die charakteristische Form

des Schwimmens für den Frosch und nur diese werde ich künftig als „normales“ oder „coordinirtes Schwimmen“ bezeichnen. Alle übrigen Formen von Locomotionen im Wasser werden künftig allgemein als „Schwimmen“ bezeichnet werden, wovon aber ausgeschlossen bleiben muss das einfache Sichüberwasserhalten ohne jede Muskelthätigkeit, obgleich dieser Vorgang von einigen Autoren als Zeichen von Schwimmvermögen genommen worden ist. Der Ausdruck ist aber unrichtig und führt zu falschen Vorstellungen, weil, wie später noch bewiesen werden wird, allein durch einen bestimmten Luftgehalt der Lungen dem Frosche ein solches Sichüberwasserhalten möglich ist.

Unser Frosch ohne Sehhügel hat also die Fähigkeit des normalen Schwimmens behalten; wenn er auch später anfängt und früher aufhört als sein Gefährte mit erhaltenen Sehhügeln, so ist das zunächst ohne Belang; die Hauptsache ist die, dass er diese Fähigkeit überhaupt behalten hat. Eine andere Erscheinung besteht darin, dass dieser Frosch, kurz nachdem er ins Wasser gekommen ist, aus seinen Lungen beträchtliche Mengen von Luft aufsteigen lässt und nunmehr sehr bald auf den Boden des Gefässes sinkt, um nach einigen Bewegungen sich völlig ruhig zu verhalten. Diesen Frosch habe ich niemals wieder spontan an die Oberfläche kommen sehen, vielmehr findet man ihn nach einiger Zeit todt, er ist erstickt; schon ihm fehlt also, wie es Goltz für den Frosch ohne *Lob. optici* gezeigt hat, das Gefühl des Luftbedürfnisses.

Dass ein solcher Frosch nicht das Bestreben zeigt, aus dem Bassin herauszuspringen, bedarf wohl kaum der Erwähnung.

Was die Prüfung des sogenannten Quackversuches betrifft, so ist es mir angenehm, die Lücke, welche in unserer Kenntniss über jenes Centrum vorhanden ist, ausfüllen zu können. Goltz verlegt dasselbe bekanntlich in die Zweihügel, aber wie Eckhard bemerkt, mit wenig Recht, da er nur nach gemeinschaftlicher Zerstörung von Seh- und Vierhügel das Quacken vermisst. Hierbei hat Goltz das Richtige getroffen, denn unsere Frösche ohne Sehhügel quacken vortrefflich, wenn man ihre Rückenhaut streicht, oder wenn man sie einfach unter den Armen in die Höhe hält, wie es jüngst Schlösser empfahl und wie mir schon vorher bekannt war.

§. 4.

Analyse der Versuche.

Wenn unser Frosch nicht mehr fähig ist, den Balancirversuch auf der schiefen Ebene auszuführen, wenn er ebenso unfähig ist über ein Hinderniss hinwegzusetzen, so können es motorische oder sensible Elemente sein, deren Zerstörung diesen Ausfall bestimmt. Da derselbe Frosch aber im Wasser normal schwimmen kann, bei welchem Acte nach unserer obigen Beobachtung Kopf-, Rumpf- und Extremitätenmuskeln in ausgiebiger Weise betheiligt sein müssen, Muskeln, welche auch beim Balanciren und Ueberspringen, vielfach ähnlich wie dort combinirt werden, so ist mit vieler Sicherheit zu schliessen, dass durch die Zerstörung der Sehhügel ausschliesslich sensible Elemente zerstört worden sind. Forscht man weiter nach der Natur dieser sensiblen Elemente, so können es die centralen Heerde der Haut- und Muskelempfindungen sein, da wir oben nachgewiesen haben, dass die Anregung zum Balancement auf Elemente dieser Art einwirkt. Von dieser Zerstörung können ausgeschlossen sein die analogen Elemente des Kopfes, da wir auf der schiefen Ebene noch Bewegungen des Kopfes haben auftreten sehen, welche die gleichen waren, die der Frosch gemacht hatte, als er sich noch im Besitze der Sehhügel befand. Es bleiben also als der Zerstörung anheim gefallen die Elemente des Rumpfes und der Extremitäten. Dass übrigens in den Sehhügeln sensible Elemente zu suchen sind, geht mit voller Sicherheit auch aus dem Schwimmversuch hervor: der Frosch schwimmt wohl, sogar coordinirt, aber zögernd und niemals andauernd, man hat durchaus den Eindruck, dass ein Ausfall von Anregung zur Bewegung eingetreten sein muss. Nach der Natur der Verhältnisse können es nur die centralen Enden der centripetalen Elemente sein, welche den Verkehr mit dem umgebenden Medium, dem Wasser, bisher vermittelt haben.

Ob aber die Empfindungsnerven für den ganzen Rumpf und alle vier Extremitäten in den Sehhügeln liegen, ist nicht ausgemacht; ebensowenig lässt sich eruiren, ob vielleicht nur die Empfindungsnerven der

Muskeln und Gelenke oder die Sinnesnerven der Haut dort enden. Directe Versuche über die Empfindung der Haut anzustellen, hat, wie leicht verständlich, beim Frosche grosse Schwierigkeiten. Es giebt aber eine Versuchsform, welche wenigtens Aussicht auf ein Resultat eröffnet; dieselbe besteht darin, dass man nach einseitiger Abtragung eines Sehhügels die Hautempfindungen beider Seiten mit einander vergleicht mit Hülfe einer sehr verdünnten Säure oder durch mechanische Reizung. Das Nähere über die Ausführung dieser Methode wird weiterhin bei dem Mittelhirn mitgetheilt werden; hier sei bemerkt, dass Erregbarkeitsunterschiede der beiden Seiten nach einseitiger Abtragung der Sehhügel bisher nicht gefunden werden konnten, weder bei chemischer noch bei mechanischer Reizung. Dieses Resultat legt die Vermuthung nahe, dass in die Sehhügel eine Centralstation mehr für Muskel- und Gelenkempfindungen, als für Hautempfindungen zu verlegen ist. Diese Vermuthung kann aber nur unter der Voraussetzung zugelassen werden, dass allein schon der Ausfall der Muskelempfindungen den Balancirversuch stört, denn die Druckempfindungen (wohl auch Tastempfindungen) der Haut müssen ja in jenem Versuche ebenfalls in Anspruch genommen sein. Daher könnte, wie es auch hier scheint, stets die eine Nervenart erhalten sein, ohne dass damit der Balancirversuch erhalten bliebe. Weiteres lässt sich aus unseren Versuchen nicht ableiten.

Was das Verhältniss der Sehhügel zu dem Sehen betrifft, so ist keine Thatsache bekannt, welche eine Beziehung dieses Organs zu jenem Acte erweisen würde, wie Blaschko ebenfalls schon aus seinen Versuchen gefolgert hatte. Daher würde dieser Hirntheil seinen Namen mit Unrecht führen.

Endlich muss in den Sehhügeln eine Station gesucht werden, von der aus eine energische Beeinflussung der Pigmentzellen der Haut in Scene gesetzt werden kann.

§. 5.

Abtragung der hinter den Sehhügeln gelegenen Theile incl. der vordersten Abtheilung des verlängerten Markes.

A. Abtragung der Zweihügel (Mittelhirn).

Bisher hatte es keine Schwierigkeiten, die gewünschten Abtragungen der betreffenden Hirntheile auszuführen und brauchbare Resultate zu sammeln. Aber beim Eintritt in das Mittelhirn befinden wir uns gegenüber den grössten Schwierigkeiten. Wenn es auch gelingt, die Abtragung an dieser Stelle ganz legal auszuführen, so ist damit noch nicht viel erreicht, denn die Abtragung muss so geleitet werden, dass die Frösche die Operation um Tage und Wochen überleben und dass sie vor Allem frei von Zwangsbewegungen sind, welche beim Studium der geradlinigen Bewegungen zu Irrthümern Veranlassung geben müssen. Es liegt auf der Hand, dass bei dem bilateralsymmetrischen Bau des Körpers symmetrische Verletzungen im Gehirn niemals Zwangsbewegungen geben dürfen, dass man also unter keiner Bedingung sich hier mit Resultaten zufrieden geben darf, in denen Zwangsbewegungen erscheinen. Dass diese Gesichtspunkte, so einfach und selbstverständlich sie auch sein mögen, nicht immer maassgebend waren, folgt aus einer Beschreibung seiner Frösche bei Cayrade, denen die Zweihügel abgetragen waren; er schildert sie folgendermaassen: „Si nous les jetons dans l'eau, elles (les grenouilles) opèrent des mouvements de natation, mais sans direction, sans équilibre, elles roulent en tous sens au milieu de l'eau [1])." Diese Frösche haben also vollkommene Rollbewegungen gemacht und diese Beobachtung zur Grundlage eines Urtheils über Erhaltung des Gleichgewichtes zu machen, das ist ein vollständiges Verkennen der gestellten Aufgabe! Aehnliche Monstrositäten findet man bei manchem anderen Autor ebenfalls wieder.

Wenn man mit dem bisher gebrauchten Messerchen die Zweihügel so abträgt, dass man sie durch einen Schnitt von einer Seite zur anderen in der gegebenen Linie einfach abschneidet oder wenn

[1]) L. c. p. 351.

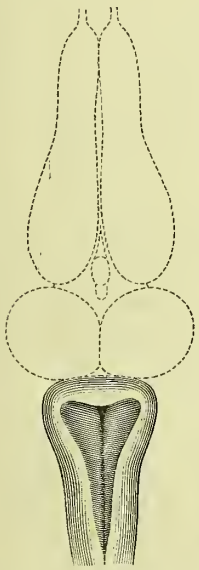
man die Messerspitze in die Mitte des hinteren Randes der Zweihügel einsetzt und durch Schnitte nach links und rechts (immer bis auf die Basis!) abträgt, so pflegt das Resultat ein sehr ungünstiges zu sein, indem ein Theil der Operirten kurze Zeit nach der Operation zu Grunde geht oder, wenn lebend, doch in so desolatem Zustande sich befindet, dass die nachfolgende Untersuchung der Function nur wenig Vertrauen einflösst. Der Grund dieses Misserfolges lag offenbar darin, dass die Frösche nach der Operation in den häufigsten Fällen in heftige Zwangsbewegungen geriethen, wobei sie Blutungen bekamen oder sich völlig erschöpften. Die Resultate fielen noch relativ am besten aus, wenn nach der Operation möglichst wenig Bewegungen von Seiten des Thieres gemacht wurden, weshalb man sie, wie in der Einleitung gesagt worden ist, durchaus nicht reizen darf, sogar die einzelnen Thiere isoliren muss, damit sie sich durch gegenseitiges Anstossen nicht zur Bewegung bringen. Da Zwangsbewegungen durch asymmetrische Verletzungen des Gehirns entstehen und da trotz vieler Uebung die Resultate unbefriedigend geblieben waren, so kam ich schliesslich zu der Ansicht, dass nicht allein asymmetrische, sondern selbst ungleichzeitige Verletzung des Gehirns Zwangsbewegungen erzeugt. Deshalb musste das bisherige Operationsverfahren aufgegeben und an seine Stelle ein neues gesetzt werden, in welchem der betreffende Hirntheil nicht allein symmetrisch, sondern auch auf beiden Seiten gleichzeitig abgetragen werden konnte. Ich liess mir das in der Fig. 6 gezeichnete Messerchen anfertigen nach einem Gypsabguss von der hinteren Gegend der Zweihügel bei einem mittelgrossen Frosche; es ist daher für die meisten Frösche, wenn sie nicht zu gross oder zu klein sind, brauchbar; es ist vom besten Stahl gefertigt und muss scharf wie ein Rasirmesser sein, damit die Schnittfläche vollkommen glatt ist.

Fig. 6.

Die Operation selbst wird so ausgeführt, dass nach Reinlegung des Operationsfeldes mit einem kleinen Schwämmchen das Messer an dem hinteren Rande der Zweihügel eingesetzt und senkrecht mit einem sicheren Druck durch die Hirnmasse bis auf den Boden versenkt wird; das abgeschnittene Hirn kann durch Vorwärtsbewegung des Messers

leicht entfernt werden; jede Blutstillung unterbleibt, die Hautlappen werden über die Wunde geklappt und der Frosch in den Topf gesetzt, um ihn völliger Ruhe zu überlassen. Selbst wenn er noch einige Bewegungen macht, so sind sie nicht so ungestüm und in der Regel unschädlich. Das Resultat dieses Operationsverfahrens ist ein sehr günstiges, denn die meisten Operirten bleiben am Leben, bis zu drei Wochen habe ich sie erhalten können und die Beobachtung liefert hinreichend deutliche Bilder von den restirenden Fähigkeiten des verstümmelten Thieres. Zwangsbewegungen kommen wenig und in geringerer Intensität vor. Will man sich von ihrer vollständigen Abwesenheit überzeugen, so bringt man den Frosch ins Wasser; da kommt es nicht selten vor, dass ein auf dem Lande sich geradlinig bewegender Frosch doch leichte Neigungen zu Zwangsbewegungen zeigt. Die folgende Beschreibung der dem Frosche verbliebenen Functionen bezieht sich auf viele Exemplare, welche selbst bei dieser scharfen Prüfung geradlinige Bewegungen ausführen. Was von Hirnmasse im Schädel verblieben ist, zeigt die Fig. 7.

Fig. 7.



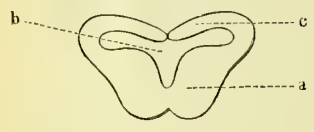
Vierundzwanzig Stunden nach der Operation findet man den Frosch in einer Haltung, die im Allgemeinen sich nicht deutlich von der normalen unterscheidet; allenfalls pflegt der Kopf ein wenig herabzuhängen und mit der Wirbelaxe einen stark stumpfen Winkel zu bilden. Die Hautfarbe kann hell geblieben sein, findet sich öfter auch gedunkelt. Wenn man diesen Frosch mechanisch reizt, z. B. am Hinterleibe oder den hinteren Extremitäten, so erfolgt eine Ortsbewegung, eine Locomotion, in Gestalt eines regelmässigen Sprunges; die Erhaltung dieser Function ist als die fundamentalste Erscheinung des ganzen Gebietes zu betrachten.

Was diesen Sprung weiter betrifft, so ist es selbstverständlich, dass er etwas plumper ausfällt als bei dem Frosch mit erhaltenen Zweihügeln; seine Weite kann variiren von normaler Grösse bis zu ganz kleiner Entfernung und selbst bis zu kriechender Bewegung,

indess ist letztere doch sehr selten. Bei der Reizung zum Sprunge beobachtet man eine grosse Differenz in der Erregbarkeit bei verschiedenen Individuen und zu verschiedenen Zeiten; häufig ist die Erregbarkeit so herabgesetzt, dass man mehrere Male reizen muss, um den Sprung auszulösen, öfter erscheint sie auch normal, endlich ist sie variabel zwischen diesen Grenzen. Am günstigsten erweist sich noch die Reizung der Zehenspitzen. Nicht selten beobachtet man statt des Sprunges nach vorwärts, dass der Frosch nach rückwärts geht, aber diese Erscheinung ist hier nicht constant; wir werden später den Ort angeben, von dem aus regelmässig Rückwärtsgang eingeleitet werden kann. Lässt man den Frosch gegen ein Hinderniss springen, so springt er es regelmässig an, er ist offenbar blind; legt man ihn auf den Rücken, so dreht er sich wieder in die Normallage zurück. Den Balancirversuch auf der schiefen Ebene führt unser Frosch nicht mehr aus, aber die Kopfbewegungen sind noch unterscheidbar vorhanden. Die Fähigkeit des Quakens hat er im Sinne des Paton-Goltz'schen Quackversuches eingebüsst.

Bevor wir unseren Frosch ins Wasser bringen, um dort weitere Aufschlüsse über die Functionen der Zweihügel zu erhalten, mag hier gleich ein Gegenstand von Wichtigkeit erledigt werden. Die zwei rundlich ovalen Körper, die man gemeinhin als Zweihügel bezeichnet, umschliessen eine Höhle, welche man den Ventrikel des *Lobus opticus* nennt. Der Boden dieser Höhle wird durch Theile gebildet, welche sich als die directe Fortsetzung des verlängerten Markes zum Gehirn erkennen lassen; man nennt sie deshalb Grosshirnschenkel oder *Pars peduncularis*. Die Decke der Höhle entspricht hingegen dem eigentlichen *Lobus opticus* der Autoren. Beide Theile gehen beiderseits in einander über. Mit wünschenswerther Deutlichkeit treten diese Verhältnisse in der Fig. 8 hervor, welche der Arbeit von Stieda[1]) entnommen ist und in welcher bezeichnet:

Fig. 8.



a die *Pars peduncularis*,
b die Höhle des *Lobus opticus*,
c die Decke der Höhle.

[1]) Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. XX, 1870.

Es wäre richtiger, diese ganze Gegend mit den Embryologen einfach als Mittelhirn zu bezeichnen und den Ausdruck *Lobi optici* auf die Decke zu beschränken. Um indess keine Verwirrung anzurichten, werde ich, wie bisher, Mittelhirn und Zweihügel (resp. *Lob. optici*) synonym gebrauchen und daran die Decke sowie die Basis jedesmal besonders unterscheiden.

Es fragt sich nun, ob diese beiden Theile des Mittelhirns, die Decke und die Basis, gesonderten Functionen vorstehen, oder ob das nicht der Fall ist. Wenn man bei einem normalen oder grosshirnlosen Frosche die Decke abträgt, am besten mit der Bajonettscheere, die an späterer Stelle abgebildet werden wird, so findet man alle Bewegungen ungestört; er springt normal, er schwimmt normal und noch mehr, er leistet sogar den Balancirversuch auf der schiefen Ebene, aber er ist blind; Decke und Basis des Mittelhirns haben sonach getrennte Functionen.

Dass die Decke des Mittelhirns auf die Bewegungen ohne Einfluss ist, haben Renzi, Eckhard und Blaschko schon angegeben; letzterer noch ausführlich hinzugefügt, dass dieser Theil dem Gesichtssinne dient. Doch fanden die angegebenen Autoren begründete Schwierigkeiten bei der technischen Ausführung dieser Operation, die nunmehr so beseitigt sind, dass die Resultate namentlich quoad locomotionem vervollkommnet erscheinen.

Bringt man unseren Frosch, dem alles Hirn bis zum verlängerten Marke abgetragen ist, ins Wasser, so pflegt er in der Regel sogleich zum Schwimmen überzugehen, wobei besonders der Hinterkörper regelmässig etwas tiefer im Wasser steht, als bei dem normalen Frosche. Abgesehen hiervon (worauf, wie später bewiesen werden wird, nicht viel Gewicht zu legen ist) ist sein Schwimmen dadurch charakterisirt, dass es uncoordinirt ist zu verstehen in dem oben (S. 31 u. 32) entwickelten Sinne, d. h. er vermag niemals mit an den Leib gelegten Vorderextremitäten die hinteren Extremitäten zu kräftigen periodischen Streckungen zu verwenden. Er schwimmt also mit nach vorn gestellten Armen und vollführt in den Hinterextremitäten periodische leichte Streckungen, die ihn fortbewegen. Am meisten fällt dabei die Unfähigkeit auf, die Vorderextremitäten flach an den Leib zu legen, wodurch man wohl auf den Gedanken kommen könnte, dass diese Bewegung dem Frosche überhaupt unmöglich geworden ist. Wenn man die Hand aber mit verdünnter

Essigsäure betupft, so bringt er den Arm, um Wischbewegungen zu machen, in dieselbe Lage, wie bei dem normalen Schwimmen. Die Fähigkeit, diese Bewegung isolirt auszuführen, ist also erhalten, folglich handelt es sich um eine coordinatorische Störung.

Ich muss auf den Unterschied, der im Schwimmen besteht zwischen einem Frosche, dessen Zweihügel erhalten sind und einem solchen, dem sie fehlen, ganz besonders aufmerksam machen, weil derselbe bisher noch von keinem Autor beobachtet worden ist und weil diese Beobachtung die wichtigste Ausfallserscheinung für diesen Hirntheil im Bereiche der Locomotion darstellt; ja noch mehr, sie bildet in rein locomotorischer Beziehung die einzige greifbare und wesentliche Differenz beim Vergleiche von Fröschen mit und ohne Mittelhirn [1]).

Endlich sei erwähnt, dass nach Abtragung des ganzen Mittelhirns, nicht nach alleiniger Abtragung der Decke, der Quackversuch ausfällt [2]). Bechterew (Pflüger's Archiv, Bd. 33) macht dieselbe Angabe.

B. Abtragung des Kleinhirns.

Bevor wir diese Operation ausführen, ist es nöthig, auseinander zu setzen, was wir unter Kleinhirn verstehen, denn es ist gewiss, dass die Autoren darüber verschiedener Meinung gewesen sind.

Das Kleinhirn des Frosches ist weiter nichts, als jene schmale quere Leiste, welche den vordersten Theil der Rautengrube überbrückt. Diese Leiste liegt in der Mitte hohl auf und ist zu beiden Seiten an den

---

[1]) Anmerkungsweise sei der Vollständigkeit halber noch folgende Beobachtung erwähnt: Wenn man diesen Frosch, wie es die Regel ist, in seinem Topfe bis an die Brust im Wasser sitzen lässt, so findet man ihn 24 Stunden nach der Operation an Leibesumfang ganz bedeutend zugenommen; nimmt man ihn in die Hand, so entquillt der Harnblase ein Flüssigkeitsstrom, dessen Menge circa 20 ccm betragen kann. Die Flüssigkeit ist neutral oder schwach sauer, hat ein specifisches Gewicht von 1001 und enthält 0,1 Proc. fester Bestandtheile; sie ist frei von Eiweiss, Zucker, Harnstoff und Chlor, erscheint also von Wasser wenig verschieden, wie wenn der Frosch Hydrurie bekommen hätte. Hatte man den Frosch nach der Operation in einen trockenen Topf gesetzt, so ist von jener Wasseransammlung in der Blase nichts zu sehen. Die Thatsache, welche völlig constant ist, hat mich nicht weiter beschäftigt.

[2]) Diese Beobachtungen über das Quackcentrum sind nur nebenher gemacht worden; bei der Redaction der Arbeit finde ich es wünschenswerth, diesen Versuchen noch eine weitere Ausdehnung zu geben.

Wülsten befestigt, in welche sich die seitlichen Wände der Rautengrube erheben (*Limbus fossae rhomboidalis*). Jene wird von den Zweihügeln regelmässig nach hinten gegen die Rautengrube gedrängt und lässt sich bequem dadurch aufrichten, dass man nach Entfernung des auf der Rautengrube liegenden Adergeflechtes mit einem kleinen zarten Schwämmchen von hinten nach vorn streicht. Onimus und Goltz haben, wie die Resultate ihrer Versuche zweifellos erkennen lassen, noch mehr als diese Leiste abgetragen; eine Differenz, welche Herr Goltz auf eine entsprechende Anfrage bereitwillig anerkannt hat. Es ist wichtig, derlei Differenzen aufzudecken, weil die Resultate solcher Versuche, obgleich sie dieselbe Ueberschrift führen, nothwendiger Weise ungleich ausfallen müssen.

Dass unsere Auffassung von dem, was man unter Kleinhirn zu verstehen hat, die richtige ist, zeigt die Darstellung von Ecker, die ich hier wörtlich anführen will[1]): „Die *Fossa rhomboidalis* wird demnach in ihrer ganzen Ausdehnung erst dann sichtbar, wenn man jene Membran (das Adergeflecht) entfernt und ist dies geschehen, so sieht man die Ränder der Bucht umsäumt von wulstigen Lippen. Diese nehmen ihre Richtung anfangs von hinten und innen nach vorn und aussen, um hierauf, fast unmittelbar am hinteren Umfange des Mittelhirns, medianwärts in eine querliegende und zugleich senkrecht stehende Markplatte umzubiegen. Letztere entsteht von dem stark entwickelten Mittelhirn nach hinten leicht umgebogen und ragt mit wulstigem Hinterrande in den *Sinus rhomboidalis* herein.

Wir haben in dieser Bildung einen dem Cerebellum der übrigen Wirbelthiere homologen Gehirntheil zu erkennen."

Wenn man, wie es hier zu geschehen hat, das Kleinhirn nach Entfernung der Zweihügel abträgt, so gelingt das ohne Schwierigkeit. Nachdem man jenes Aderhautgeflecht der Rautengrube entfernt und das Operationsfeld mit einem kleinen Schwämmchen gesäubert hat, führt man mit Schonung der darunter gelegenen Theile eine kleine Scheere unter das Kleinhirn und trennt durch entsprechende Schnitte seine Verbindung mit den beiden seitlichen die Rautengrube umsäumenden Wülsten.

[1]) Ecker, Die Anatomie des Frosches. Zweite Abth. Nerven- und Gefässlehre. 1881. S. 7.

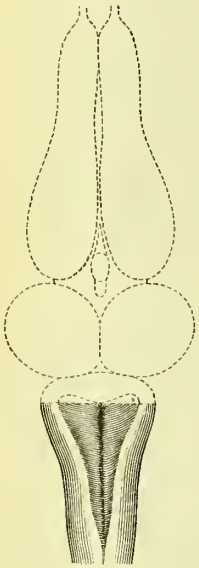
Der Erfolg dieser Operation ist ein durchaus negativer; man sieht keine anderen Bewegungserscheinungen, als wir sie vor der Abtragung des Kleinhirns beobachtet hatten.

Nichtsdestoweniger kann daraus nicht gefolgert werden, dass das Kleinhirn des Frosches keine functionelle Bedeutung hat, denn es ist leicht möglich, dass etwaige Ausfälle, die man dem Fehlen des Kleinhirns zuschreiben könnte, bei einem so weit verstümmelten Thiere sich nicht mehr markiren können. Wir werden deshalb nochmals auf die Untersuchung des Kleinhirns zurückzukommen haben, wo wir es unter günstigeren Bedingungen antreffen werden.

C. Abtragung des vordersten Theiles des verlängerten Markes [Nackenmark][1]).

Der Theil, der nunmehr abgetragen werden soll, besitzt keine natürliche anatomische Begrenzung; ein eigens dafür angefertigtes Messerchen wird am hinteren Rande des Kleinhirns bis auf den Boden eingesenkt und so derjenige Theil des Nackenmarkes, welcher unter dem Kleinhirn liegt, mit dem übrigen davorgelegenen Hirn abgetrennt und aus dem Schädel entfernt. Diesen Theil nennt Stieda die *Pars commissuralis*. Der Schnitt muss ohne wesentliche Zerrung des Markes glatt durchgehen, damit die Athmung, welche alterirt ist, nicht gänzlich vernichtet werde. Was an Nervenmasse nunmehr noch zurückgeblieben ist, zeigt die Fig. 9.

Fig. 9.



Nach 24 Stunden findet man den Frosch schwach athmend, aber nicht mehr in normaler Haltung, sondern platt auf dem Bauche liegen. Wenn man ihn auf den Rücken legt, bleibt er dort liegen; wenn man ihn an der Hinterextremität reizt, so macht er mit derselben eine Abwehr-

[1]) Wenn man das verlängerte Mark öfter zu nennen hat, so findet man diese Bezeichnung sehr schleppend und unbequem. Deshalb hat Goltz jüngst dafür den

bewegung, ebenso reagirt die Vorderextremität auf einen dort angebrachten Reiz, aber eine Locomotion mit Hülfe coordinatorischer Thätigkeit der vier Extremitäten kommt nicht mehr zu Stande. Nicht zu verwechseln sind damit Verschiebungen des ganzen Thieres, welche dadurch entstehen, dass die gereizte Extremität sich gegen die Unterlage stemmt und den Rumpf weghebelt oder sogar grosse Sprünge, wie sie auch schon Schiff beschrieben hat, welche selbst ein frisches galvanisches Präparat zu machen im Stande ist und die ihr Zustandekommen dem Umstande zu verdanken haben, dass beide Hinterbeine gelegentlich durch denselben Reiz plötzlich mit grosser Kraft gestreckt werden.

Das Charakteristische dieser Abtragung ist das Aufhören einer wirklichen Locomotion.

Diese Function kehrt auch nicht wieder, obgleich solche Frösche bis zu einer Woche am Leben erhalten und beobachtet werden konnten. Uebrig geblieben waren nur die Functionen des Rückenmarkes und jene des Athemcentrums. Im Wasser machen diese Frösche keinerlei Bewegungen, sondern hängen in demselben senkrecht in verschiedener Höhe oder sinken sogleich auf den Boden [1]).

Namen Kopfmark vorgeschlagen, den ich aber nicht passend finde, weil man leicht an ganz andere Hirntheile denkt. Ich schlage die Bezeichnung „Nackenmark“ vor und werde davon zunächst Gebrauch machen.

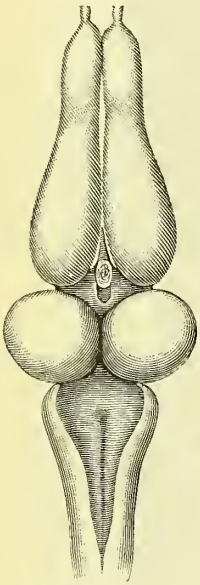
[1]) Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf einen Irrthum von Vulpian aufmerksam machen, der durch meine Angaben schon richtig gestellt ist. Derselbe betrifft die Lage des Athmungscentrums, welches nach Vulpian ganz wo anders zu suchen wäre, als bei den Säugethieren. Er sagt (l. c. p. 853): „Le point vital n'est pas placé exactement au même endroit chez les Batraciens que chez les Mammifères; il est situé assez en avant de l'angle du calamus scriptorius au niveau du bord postérieur du cervelet. Si l'on coupe transversalment le bulbe rachidien à ce niveau, immédiatement tous les mouvements sont abolis; l'animal demeure immobile; la respiration hyoidienne est elle-même arrêté. Seuls les mouvements du coeur persistent etc.“ Diese Angabe ist also zu berichtigen.

Ich kann sogar noch mehr über das Athmungscentrum des Frosches aussagen: Wenn man die Spitze des *Calamus scriptorius* mit einer Nadel sticht, so macht der Frosch tiefe Inspirationen. Diese Beobachtung ist insofern von Interesse, als es meines Wissens bisher kaum geglückt war, durch mechanische Reizung des Athmungscentrums Athembewegungen zu erzeugen.

D. Alleinige Abtragung des Kleinhirns.

Die isolirte Abtragung des Kleinhirns gehört zu den difficilsten Operationen dieses Gebietes, welche ich erst nach vielfachem Ausprobiren mit Erfolg zu überwinden gelernt habe. Die Schwierigkeit liegt eben darin, dieses kleine zwischen sehr wichtigen Hirntheilen eingebettete und mit ihnen eng verbundene Bändchen auszulösen, ohne die Nachbarschaft zu verletzen. Ich kann die folgende Methode als geeignet empfehlen: Man trägt die Schädeldecke so weit ab, dass die ganze Rautengrube sichtbar wird; das Aderhautgeflecht wird nunmehr mit einer feinen und sicheren Pincette entfernt, mit einem kleinen Schwämmchen das Operationsfeld gereinigt, wobei man gleichzeitig das Schwämmchen so führt, dass das nach hinten umgeklappte Kleinhirn sich senkrecht aufstellt. Durch letztere Manipulation eröffnet man den Canal, der unter dem Kleinhirn verlaufend den vierten Ventrikel mit dem *Aequaeductus Sylvi* verbindet. In diesen Canal legt man die geöffnete Bajonettscheere ein, rückt mit derselben bis an die Ecken vor, wo das Kleinhirn aus den Seitenwänden der Rautengrube entspringt und durchschneidet vorsichtig mit Schonung der Nachbarschaft in der Flucht des Wulstes. Das Kleinhirn zu entfernen ist überflüssig, da es nach sehr kurzer Zeit von selbst herausquillt; ein Vortheil, welcher der ohnehin empfindlichen Gegend sehr zu Gute kommt. Die weitere Behandlung ist die frühere. Macht der Frosch nach der Operation irgend welche abnorme Bewegungen, so pflegt eine Verletzung der Nachbarschaft vorzuliegen und der Versuch ist unbrauchbar. Immerhin verlangt die Abtragung des Kleinhirns ausreichende Uebung. Um den Frosch für die Untersuchung gefügiger zu haben, pflege ich auf jene Operation noch die Abtragung des Grosshirns folgen zu lassen. Das Aussehen des Hirns nach Abtragung des Kleinhirns zeigt Fig. 10. Die Bajonettscheere ist speciell für die Abtragung des Kleinhirns ange-

Fig. 10.



fertigt worden; sie kann aber mit Vortheil noch anderweitig Verwendung finden, wie es oben bei der Abtragung der Decke des Mittelhirns geschehen ist. Sie ist ein sehr brauchbares Instrument; ihre Form zeigt die Fig. 11.

Haltung und Sprung dieses Frosches unterscheiden sich in nichts von dem des normalen Frosches. Setzt man ihn auf das Balancirbrettchen, so fängt er beim Erheben desselben an, die schiefe Ebene hinauf zu steigen; wenn aber in Folge der Zunahme der Winkelneigung grössere Ansprüche an die Muskeln gestellt werden, so bemerkt man bei genügender Aufmerksamkeit ein leichtes Zittern in den Gliedern, welches am deutlichsten wird, wenn er die Kante des Brettchens ersteigen soll. Ueber die Kante weg pflegt er seltener zu kommen, als der nur enthirnte Frosch; in vielen Fällen vermag er sie unter fortdauerndem leichten Zittern zu überwinden, häufig aber fällt er herunter, während gut steigende normale Frösche die Kante viel sicherer übersteigen. Weitere Ausfälle sind auf dem Lande nicht zu sehen.

Fig. 11.

Bringt man den Frosch in's Wasser, so verhält er sich wie ein normaler Frosch und schwimmt vollkommen coordinirt. Wenn er aber auf den Rand des Bassins springt, so bemerkt man, dass er häufig zu kurz oder zu lang springt, also den Rand entweder nicht erreicht oder über denselben hinweg in's Zimmer springt. Namentlich das letztere habe ich bei den nur enthirnten Fröschen niemals gesehen, welche regelmässig mit gut gemessenem Sprunge das Ufer erreichen. Wenn er weiterhin durch einen Sprung das Ufer erreicht hat, so lässt er häufig einen grösseren oder kleineren Theil des Hinterkörpers frei über den Rand hinaus schweben, während ein normaler Frosch auf dem Rande nicht früher zur Ruhe kommt, als bis er unter allen seinen Körpertheilen feste Unterlage hat.

Das ist Alles, was ich über die Folgen der isolirten Kleinhirnabtragung zu berichten habe: es sind also Symptome vorhanden, aber man muss gestehen, dass sie sehr wenig auffallend und nur sehr aufmerksamer Prüfung zugänglich sind.

Aehnliche Erfahrungen am Kleinhirn hat Renzi gemacht und Vulpian schildert die seinigen in folgender Weise: „On peut, en effet,

durch das Experiment direct zu beweisen versuchen. Man trägt einem Frosche die Mittelhirnbasis einseitig ab (ich lasse darauf noch die doppelseitige Abtragung des Grosshirns folgen, um durch die willkürlichen Bewegungen nicht gestört zu werden); der Frosch macht, wie bekannt, Kreisbewegungen nach der unverletzten Seite. Nach 24 Stunden setzt man ihn auf eine Glasplatte auf den Tisch; er bleibt nach einigen Sprüngen ruhig sitzen; nun bringt man einen Tropfen sehr dünner Säure auf den einen Oberschenkel und zählt die Anzahl von Metronomschlägen, welche ablaufen bis zu dem Moment, wo der Frosch eine Ortsbewegung, eine Locomotion, macht. Hierauf wird der Säuretropfen mit Wasser abgespült, das Bein mit dem Handtuche abgetrocknet, der Frosch wieder auf die Glasplatte gesetzt und ein gleich grosser Tropfen von der Säure auf dieselbe Stelle des anderen Beines gebracht u. s. f. Um die unvermeidlichen Fehlerquellen zu umgehen, werden an einem Beine stets zwei Bestimmungen nach einander gemacht und dann erst zur Bestimmung am anderen Beine geschritten. Jeder Versuch wird von dem folgenden um die Zeit von 3 Minuten getrennt.

Auf diese Weise muss man erfahren können, ob die Sensibilität der beiden Seiten verschieden ist. Als Beispiel folge ein solcher Versuch:

Winterfrosch. Untersuchung 24 Stunden nach Exstirpation des rechten *Lob. opticus;* das Metronom schlägt 120 mal in einer Minute. Die Säure ist verdünnte Schwefelsäure. Es brauchen zum Eintritt von Locomotionen an Metronomschlägen nach Betupfen mit Säure:

Linkes Bein	Rechtes Bein
74 —	7 —
100 keine Bewegung	7 —
103 giebt Bewegung	14 —
100 keine Bewegung	10 —
30 Bewegung	17 —
100 keine Bewegung	10 —
20 Bewegung	8 —
Zwei Tage nach der Operation	
28 —	20 —
100 keine Bewegung	18 —
100 „ „	13 —
24 Bewegung	8 —
100 keine Bewegung	16 —
28 Bewegung	13 —

Man sieht, dass die Erregbarkeit der der Verletzung entgegengesetzten Seite herabgesetzt ist und es folgt daraus, was oben behauptet worden ist. Die Differenz in der Erregbarkeit ist übrigens am deutlichsten und am einfachsten durch mechanische Reizung zu constatiren, indem man nach einander die beiden Hinterextremitäten mit nahezu gleichem Fingerdruck erregt. Aber die Differenz ist hierbei so gross, dass dieser Druck auf der Seite verminderter Erregbarkeit grösser sein kann als drüben, ohne den Unterschied auszulöschen.

Der Leser wird vielleicht dagegen den Einwand erheben, dass die Bewegungen der einen Seite durch die Hemmungscentren von Setschenow unterdrückt werden. Ich möchte aber darauf aufmerksam machen, dass diese Mechanismen gar nicht in Betracht kommen können, weil in den Versuchsreihen von Setschenow und der meinigen ganz verschiedene Dinge zum Ausdruck gebracht werden. Beide Methoden sind identisch in der Benutzung der verdünnten Säure und der Abtragung des Hirntheils; von da ab gehen sie aus einander: Setschenow bestimmt die Zeit, bis sein Frosch das Bein aus der Säure zieht, ich bestimme die Zeit, bis der Frosch eine Locomotion ausführt — das sind zwei ganz verschiedene Dinge.

Wir haben also bewiesen, dass in der Mittelhirnbasis sensible Elemente liegen und dass kein Moment aufgefunden werden konnte, um dort motorische Elemente zu supponiren. Da es sich nur um Centralstationen handeln kann, so müssen in der Mittelhirnbasis auch Ganglienzellen zu finden sein, deren Anwesenheit dort schon vor längerer Zeit von Stieda nachgewiesen worden ist.

Wenn sonach zwischen den Sehhügeln und der Mittelhirnbasis auf diese Weise eine grosse Aehnlichkeit festgestellt worden ist, so kann man sich doch dem Eindrucke nicht entziehen, den man während des Experimentirens immer wieder empfindet, dass zwischen den beiden Theilen auch wieder ein grosser Unterschied herrschen muss und zwar zu Gunsten der Mittelhirnbasis in locomotorischer Beziehung. Dieselbe resultirt in Wahrheit aus der Thatsache, dass die Mittelhirnbasis von allen sensiblen Elementen auf ihrem Wege zum Nackenmark durchsetzt werden muss, nicht so die Sehhügel — was später behandelt werden wird. Ausgenommen davon können die sensiblen Elemente des Kopfes bleiben, welche im Nackenmark enden und dort direct auf das Nackencentrum übertragen werden.

dem elektrischen Strome im Gebiete des centralen Nervensystems als Erregungsquelle unternehmen mag, ist niemals eindeutig: man lässt ihn also lieber ganz fort. Hat man einen Frosch ohne Mittelhirn, lässt ihm 1 bis 2 Tage zur Erholung, legt dann mit Vorsicht die Schnittstelle des Nackenmarkes frei und bringt an dieselbe einen grösseren Kochsalzkrystall, so beginnen sogleich clonische Krämpfe, die bald in allgemeinen und stetigen Streckkrampf übergehen, an dem nicht allein die Muskeln der Extremitäten, sondern auch alle Muskeln des Rumpfes bis an die Hüften nachweisbar betheiligt sind. Wenn man in einem anderen Versuche den Kochsalzkrystall an die vordere Grenze der Zweihügel legt, so tritt sogleich allgemeiner Tetanus auf. In beiden Fällen dauern die Tetani einige Zeit und die Reflexe des Rückenmarkes sind nach dem Aufhören des Tetanus fast vollkommen erloschen. Bringt man den Kochsalzkrystall an die Schnittfläche des Nackenmarkes, welche hinter dem Kleinhirn angelegt worden ist, so treten nach einiger Zeit wohl ungeordnete Krämpfe auf, aber zu tetanischer Contraction kommt es nicht, der Rückenmuskeln so wenig wie der Extremitäten; die Reflexe sind stets gut erhalten [1]).

Läge an der bezeichneten Stelle nicht das angegebene Centrum, so würde sowohl bei Reizung der vorderen als der weiter rückwärts gelegenen Schnittfläche des Nackenmarkes der Reiz beide Male die Bahnen treffen, welche von einem höher gelegenen Rumpfmuskelcentrum nach dem Rückenmark laufen und beide Male denselben Effect

---

Reizungen handeln. Ich gebe den letzteren den Vorzug und mache mit einer feinen Nadel Stiche in einzelne Partien des Gehirns: Reizung des Grosshirns bleibt ohne Resultat; Reizung der Sehhügel scheint coordinirte Bewegungen der Extremitäten zu geben; Reizung der Decke des Mittelhirns erzeugt Augenbewegungen; Reizung der Basis starke ungeordnete Muskelbewegungen; Reizung des Nackenmarkes ebenso; Reizung des Kleinhirns ist erfolglos. Es ist mir nicht unbekannt, dass Langendorff das Grosshirn des Frosches elektrisch erregbar gefunden hat, indess verweise ich darauf, was Eckhard darüber (l. c. p. 141) gesagt hat.

[1]) Bei Reizung der vorderen Nackenmarksgrenze beobachtet man neben den eben mitgetheilten Thatsachen noch regelmässig: 1) Herzstillstand und 2) ein eigenthümliches Quacken. Die beiden Erscheinungen fehlen, wenn man an der hinter der Kleinhirngrenze angelegten Schnittfläche reizt. Daraus folgt, dass im vordersten Theile des Nackenmarkes das centrale Ende des *N. vagus* liegt; ferner trifft man hier auf die Fasern, welche vom Quackcentrum des Mittelhirns in das Nackenmark zu dem Punkte gehen, in welchem die zum Quacken nothwendigen Muskeln, d. h. also das System der Kehlkopfmuskeln und die der Athemmuskeln mit einander verknüpft sind; oder aber es handelt sich um directe Reizung dieses Centralpunktes.

erzeugen, d. h. in Bezug auf die Rückenmuskeln. Da dies aber nicht der Fall ist, so können wir mit grosser Annäherung schliessen, dass im vordersten Theile des Nackenmarkes auch das Centrum für sämmtliche Rumpfmuskeln gelegen ist. Dazu kommt, dass die noch sehr vollkommene Locomotion, wie sie vom Nackenmark besorgt wird, schwerlich der coordinatorischen Thätigkeit der vier Extremitäten allein zu verdanken sein könnte.

Daher schliessen wir: Das Centrum für die Kopfbewegungen, das Centrum für die vier Extremitäten und das Centrum für sämmtliche Rumpfmuskeln liegen im vordersten Theile des Nackenmarkes.

Das sind Grundthatsachen, welche als Ausgangspunkt für die weitere Analyse werden dienen müssen.

Eine andere sehr wichtige Thatsache, die sich hier direct anreiht und auf welche besonders aufmerksam gemacht werden muss, ist die, dass im vordersten Theile des Nackenmarkes auch das Centrum für das Gleichgewicht der Lage des Körpers zu suchen ist, denn unser Frosch dreht sich auch ohne Mittelhirn mit grosser Präcision in die natürliche Lage zurück, wenn man ihn auf den Rücken gelegt hat, während der Frosch ohne die vorderste Abtheilung des Nackenmarkes dies zu leisten ausser Stande ist. Insofern als das Gleichgewicht der Lage unter Anderem abhängig ist von dem Gleichgewicht für den Schwerpunkt des Kopfes, werden die Bedingungen, welche für dieses gelten, auch auf jenes Anwendung finden müssen. Diese Folgerung gilt nur für den Fall, dass die obige Hypothese über die Ursachen des Gleichgewichts der Lage richtig ist.

Wenn wir unsere drei im Nackenmark gelegenen Centren auf ihre mechanischen Fähigkeiten in Bezug auf Locomotion untersuchen, so gelangen wir zu dem Ergebniss, dass das Kopfcentrum allein dafür nichts, das Rumpfcentrum nicht viel, aber das Extremitätencentrum Erkleckliches leisten kann, d. h. ich kann mir vorstellen, dass bei den günstigen Gleichgewichtsbedingungen für den Schwerpunkt unseres Thieres — relativ grosse Unterstützungsfläche und geringe Höhe der Lage des Schwerpunktes über jener Fläche — das Centrum der vier Extremitäten den Körper tragen und auch fortschieben kann. Aber es ist zweifellos, dass diese Locomotionen gewissermaassen bei schlotternder Wirbelsäule

sehr mangelhafte und unzureichende sein werden. Ob die Locomotionen, welche nach Abtragung des Mittelhirns beobachtet werden, nur der coordinatorischen Thätigkeit der vier Beine zu verdanken sind, lässt sich direct nicht untersuchen, da wir über die Natur dieser Locomotionen keine bestimmte Vorstellung haben können. Wir müssen daher einen anderen Weg suchen, der uns die Frage entscheiden kann, ob die im Nackenmark gefundenen Centren dort schon mit einander in organischer Verbindung stehen, also in gemeinsame coordinatorische Thätigkeit treten können, oder ob eine solche Vereinigung der drei Centren erst höher oben, etwa im Mittelhirn, stattfindet.

Zur Entscheidung dieser sehr wichtigen Frage bietet sich folgende Beobachtung: Erwiesenermaassen liegt im Nackenmark das Centrum für das Gleichgewicht der Lage. Nach der obigen Auseinandersetzung wird dasselbe offenbar dort so functioniren, dass jene Muskel- und Gelenkempfindungen des Kopfes, welche durch den Grad ihrer Erregung das Thier indirect durch die eintretende Spannung über seine Lage unterrichten, auf das Kopfcentrum wirken und die Umdrehung des Frosches in seine normale Lage hervorrufen. Diese Umdrehung kann aber kaum durch die Extremitäten allein erfolgen, sondern geschieht offenbar unter Beihülfe auch der Rumpfmuskeln, welche dazu aber nothwendig mit einander in Verbindung stehen müssen, woraus weiter folgen würde, dass das Centrum der Rumpfmuskeln und jenes der Extremitäten schon hier mit einander in organische Verbindung gesetzt sind. Dass das Centrum der Kopfbewegungen ebenfalls hier in diese Combination eintritt, ist selbstverständlich, da die Anregung zur Bewegung des ganzen Körpers bei diesem Versuche von diesem Centrum auszugehen hat. Wie man sieht, ist diese Beweisführung nur abhängig von der Voraussetzung, dass die Thätigkeit der vier Extremitäten allein nicht ausreicht, um die Rückenlage des Frosches in eine Normallage zu verwandeln, sondern dass die Wirbelsäule dabei entsprechend fixirt sein muss. Die genaue Beobachtung dieser Bewegung lehrt in der That die ausserordentliche Wahrscheinlichkeit unserer Voraussetzung. Nichtsdestoweniger wird es nützlich sein, noch weiteres Material für unseren Beweis heranzuziehen.

Man findet nach Abtragung der Zweihügel, wie schon oben erwähnt worden ist, regelmässig eine Anzahl von Fröschen, die auf Reizung des

Hinterkörpers kaum in Bewegung zu setzen sind, die aber, wenn man namentlich die Zehenspitzen einer der hinteren Extremitäten reizt, mit grosser Behendigkeit, statt nach vorwärts, nach rückwärts marschiren. Ohne hier auf den Grund dieses Rückwärtsganges näher einzugehen, worauf ich später zurückkommen werde, ist doch so viel sicher, dass dieser Rückwärtsgang zweifellos nicht durch die alleinige Thätigkeit der Extremitäten bewerkstelligt werden kann, sondern dass dabei auch die Rumpfmuskeln betheiligt sein müssen, denn man sieht deutlich, wie sich die Extremitäten gegen die fixirte Wirbelsäule anstemmen. Wir kommen somit auch auf diesem Wege zu demselben Resultate, d. h. **die drei Centren für die Kopf-, Rücken- und Extremitätenmuskeln stehen im vordersten Theile des Nackenmarkes in organischer Verbindung mit einander** [1]). (Weitere Beweise siehe im zweiten Capitel.)

Wenn aber schon an dieser Stelle sämmtliche Muskeln des Körpers zu gemeinsamer Thätigkeit verknüpft werden, so sind damit alle Elemente gegeben, um daraus regelmässige Locomotionen abzuleiten. Wenn das richtig ist, so begreift man nicht, warum und wozu höher oben im Gehirn nochmals ein Bewegungscentrum aufgebaut werden soll, das doch nur eine Wiederholung des vorigen sein dürfte. Wie sich diese Frage aber auch erledigen möge, so muss doch vor Allem betont werden, dass schon im Nackenmark alle Elemente zum Aufbau regelmässiger Fortbewegung vorhanden sind, und diese Thatsache bleibt der feste Punkt, um den alle übrigen Thatsachen gruppirt werden müssen, soviel man sich zunächst auch dagegen sträuben möge.

Auf der anderen Seite aber lehrt die einfache Beobachtung, dass die Locomotionen von Exemplaren ohne Mittelhirn gegenüber jenen mit

---

[1]) Zu weiterer Unterstützung werde noch folgende Beobachtung mitgetheilt: Es kommt nicht selten vor, dass Frösche, bei denen wenig eingreifende Operationen im Gehirn vorgenommen worden waren, einige Tage nach der Operation, obgleich sie sich anscheinend ganz wohl befinden, gelegentlich plötzlich in den regelmässigsten Tetanus verfallen. Man kann diesen Tetanus sofort unterbrechen, wenn man das Nackenmark gerade hinter dem Kleinhirn mitten durchschneidet, so dass die vorderste Abtheilung des Nackenmarkes vom Rückenmarke getrennt ist. Der Tetanus dauert ungeschwächt fort, wenn man den Schnitt hinter das Mittelhirn legt. Diese Beobachtung ist sehr interessant, und lehrt 1) dass dieser Tetanus von einem einzelnen Punkte ausgeht und 2) dass dieser Punkt im vordersten Theile des Nackenmarkes liegen muss.

Mittelhirn oder gar mit Sehhügeln bedeutende Unterschiede zeigen, naturgemäss zu Gunsten der letzteren. Wir werden daher zu untersuchen haben, ob diese Ausfälle nothwendig auf Zerstörung von Bewegungscentren führen werden oder ob das nicht der Fall ist, und wenn das letztere zutreffen sollte, so haben wir weiter zu untersuchen, wie diese complicirten Bewegungen zu Stande kommen. Hierbei gelangen wir zur Erörterung der Functionen der Mittelhirnbasis, welche bisher von der Analyse noch völlig ausgeschlossen war.

Wenn wir zur Lösung der vorliegenden Aufgabe das thatsächliche uns zu Gebote stehende Material durchmustern, so stellt sich zu nicht geringer Ueberraschung heraus, dass es wesentlich nur zwei Thatsachen sind, durch welche sich der Unterschied in der Locomotion eines Frosches mit gegen den anderen ohne Mittelhirn kennzeichnet (von dem Stimmphänomen können wir absehen), nämlich: 1) die Bewegung des Frosches ohne Mittelhirnbasis auf dem Lande ist wesentlich plumper, als jene des zweiten Frosches, der im Besitz seines Mittelhirns geblieben ist und 2) im Wasser macht der erste Frosch ausschliesslich uncoordinirte Schwimmbewegungen, aber er macht doch Bewegungen, durch die er nach allen Richtungen seinen Ort zu wechseln vermag, während der andere noch völlig coordinirt schwimmt. Beide Beobachtungen lehren, dass mit Abtragung der Mittelhirnbasis ein nicht unerheblicher Defect in der Locomotion des Frosches auf dem Lande wie im Wasser zu Tage tritt, dessen Grösse sich weniger beschreiben lässt, als man ihn bei Musterung solcher Thiere in Wahrheit beobachtet. Aber Alles in Allem genommen ist derselbe bei Weitem nicht so gross, als man bisher sich vorzustellen pflegte.

Man kann nun über die Innervation dieser Gegend zunächst zwei Pläne entwerfen: der eine führt zu der Vorstellung, dass die beschriebenen Centren des Nackenmarkes noch inniger verbunden in der Zweihügelbasis wiederkehren und dort sowohl die sensiblen Impulse aufnehmen, welche von den Sehhügeln kommen, die wir früher als eine centrale Station sensibler Elemente (insbesondere für Muskel- und Gelenkempfindungen) kennen gelernt hatten, als auch sensible Impulse von Elementen, welche in der Zweihügelbasis selbst enden und dort gleich mit diesem Centrum in Verbindung treten. Für diese Vorstellung spricht neben gewissen allgemeinen, freilich nicht eindeutigen Gründen,

vor Allem die Thatsache, dass die Zweihügelbasis viel erregbarer ist als die Sehhügel und dass sie durch mechanische Reize sehr leicht in Erregung versetzt wird und Muskelbewegungen auslöst, was bei den Sehhügeln nicht der Fall ist, deren Sensibilität wir doch sehr wahrscheinlich gemacht haben. Gegen die Auffassung wird man aber vor Allem geltend zu machen haben, wozu noch der Aufwand einer neuen motorischen Station in der Zweihügelbasis dienen soll, wenn wir im Nackenmark schon eine sehr leistungsfähige Centralstation besitzen, um so mehr, als alle die angeführten Erscheinungen, besonders auch die Muskelzuckungen auf mechanische Reize der Mittelhirnbasis, sich auch dadurch erklären lassen, dass hier sensible Elemente gereizt werden. Dagegen lässt sich aber einwenden, dass, wenn die Zweihügelbasis wie die Sehhügel nur sensible Elemente enthalten sollte, durch nichts der Anspruch erhoben werden kann, dass beide Organe allein aus diesem Grunde auf Reize in ganz gleicher Weise reagiren müssten. Schon der eine Umstand kann verschiedene Reaction erzeugen, wenn sich nämlich nachweisen liesse, dass in der Zweihügelbasis sensible Elemente anderer Art liegen als in den Sehhügeln. Keinesfalls kann also aus der Ungleichheit der Reaction geschlossen werden, dass in der Zweihügelbasis motorische Elemente vorhanden sein müssen. Was die oben aufgestellte „noch innigere Verbindung“ der drei Centren in der Zweihügelbasis aber leisten sollte, kann ich mir nicht recht vorstellen; es genügt wohl, dass diese Centren einmal, wie im Nackenmark, in organischer Verbindung mit einander stehen, um ihnen alle nothwendigen Leistungen zuzumuthen.

Daher bleibt nichts Anderes übrig, als den zweiten Bauplan anzunehmen, nach welchem in der Zweihügelbasis nur sensible Elemente enden, welche von hier aus ihre Impulse auf das Locomotionscentrum im Nackenmarke übertragen und auf diese Weise zur Erzeugung der complicirten Locomotionen beitragen. Wenn solche Impulse fortfallen, was ist natürlicher, als dass auch diese complicirten Bewegungen ganz fortfallen oder formelle Aenderungen erfahren werden? Die sensiblen Elemente, um die es sich handeln kann, sind wohl die specifischen Empfindungen der Haut.

Was wir bisher nur auf indirectem Wege erschlossen haben, dass die Mittelhirnbasis sensible Elemente enthält, können wir aber auch

durch das Experiment direct zu beweisen versuchen. Man trägt einem Frosche die Mittelhirnbasis einseitig ab (ich lasse darauf noch die doppelseitige Abtragung des Grosshirns folgen, um durch die willkürlichen Bewegungen nicht gestört zu werden); der Frosch macht, wie bekannt, Kreisbewegungen nach der unverletzten Seite. Nach 24 Stunden setzt man ihn auf eine Glasplatte auf den Tisch; er bleibt nach einigen Sprüngen ruhig sitzen; nun bringt man einen Tropfen sehr dünner Säure auf den einen Oberschenkel und zählt die Anzahl von Metronomschlägen, welche ablaufen bis zu dem Moment, wo der Frosch eine Ortsbewegung, eine Locomotion, macht. Hierauf wird der Säuretropfen mit Wasser abgespült, das Bein mit dem Handtuche abgetrocknet, der Frosch wieder auf die Glasplatte gesetzt und ein gleich grosser Tropfen von der Säure auf dieselbe Stelle des anderen Beines gebracht u. s. f. Um die unvermeidlichen Fehlerquellen zu umgehen, werden an einem Beine stets zwei Bestimmungen nach einander gemacht und dann erst zur Bestimmung am anderen Beine geschritten. Jeder Versuch wird von dem folgenden um die Zeit von 3 Minuten getrennt.

Auf diese Weise muss man erfahren können, ob die Sensibilität der beiden Seiten verschieden ist. Als Beispiel folge ein solcher Versuch:

Winterfrosch. Untersuchung 24 Stunden nach Exstirpation des rechten *Lob. opticus;* das Metronom schlägt 120 mal in einer Minute. Die Säure ist verdünnte Schwefelsäure. Es brauchen zum Eintritt von Locomotionen an Metronomschlägen nach Betupfen mit Säure:

Linkes Bein	Rechtes Bein
74 —	7 —
100 keine Bewegung	7 —
103 giebt Bewegung	14 —
100 keine Bewegung	10 —
30 Bewegung	17 —
100 keine Bewegung	10 —
20 Bewegung	8 —
Zwei Tage nach der Operation	
28 —	20 —
100 keine Bewegung	18 —
100 „ „	13 —
24 Bewegung	8 —
100 keine Bewegung	16 —
28 Bewegung	13 —

Man sieht, dass die Erregbarkeit der der Verletzung entgegengesetzten Seite herabgesetzt ist und es folgt daraus, was oben behauptet worden ist. Die Differenz in der Erregbarkeit ist übrigens am deutlichsten und am einfachsten durch mechanische Reizung zu constatiren, indem man nach einander die beiden Hinterextremitäten mit nahezu gleichem Fingerdruck erregt. Aber die Differenz ist hierbei so gross, dass dieser Druck auf der Seite verminderter Erregbarkeit grösser sein kann als drüben, ohne den Unterschied auszulöschen.

Der Leser wird vielleicht dagegen den Einwand erheben, dass die Bewegungen der einen Seite durch die Hemmungscentren von Setschenow unterdrückt werden. Ich möchte aber darauf aufmerksam machen, dass diese Mechanismen gar nicht in Betracht kommen können, weil in den Versuchsreihen von Setschenow und der meinigen ganz verschiedene Dinge zum Ausdruck gebracht werden. Beide Methoden sind identisch in der Benutzung der verdünnten Säure und der Abtragung des Hirntheils; von da ab gehen sie aus einander: Setschenow bestimmt die Zeit, bis sein Frosch das Bein aus der Säure zieht, ich bestimme die Zeit, bis der Frosch eine Locomotion ausführt — das sind zwei ganz verschiedene Dinge.

Wir haben also bewiesen, dass in der Mittelhirnbasis sensible Elemente liegen und dass kein Moment aufgefunden werden konnte, um dort motorische Elemente zu supponiren. Da es sich nur um Centralstationen handeln kann, so müssen in der Mittelhirnbasis auch Ganglienzellen zu finden sein, deren Anwesenheit dort schon vor längerer Zeit von Stieda nachgewiesen worden ist.

Wenn sonach zwischen den Sehhügeln und der Mittelhirnbasis auf diese Weise eine grosse Aehnlichkeit festgestellt worden ist, so kann man sich doch dem Eindrucke nicht entziehen, den man während des Experimentirens immer wieder empfindet, dass zwischen den beiden Theilen auch wieder ein grosser Unterschied herrschen muss und zwar zu Gunsten der Mittelhirnbasis in locomotorischer Beziehung. Dieselbe resultirt in Wahrheit aus der Thatsache, dass die Mittelhirnbasis von allen sensiblen Elementen auf ihrem Wege zum Nackenmark durchsetzt werden muss, nicht so die Sehhügel — was später behandelt werden wird. Ausgenommen davon können die sensiblen Elemente des Kopfes bleiben, welche im Nackenmark enden und dort direct auf das Nackencentrum übertragen werden.

Da weder in dem Zwischenhirn noch im Mittelhirn andere als sensible Elemente liegen, so bleibt nachweisbar das Centrum im Nackenmark als Bewegungscentrum und sogar als einziges Bewegungscentrum des ganzen Gehirns übrig. Wir werden es deshalb als das allgemeine Bewegungscentrum des Gehirns zu schätzen haben und es fortan, um auch seine alleinige und ungetheilte Herrschaft über alle Locomotionen des Körpers zu kennzeichnen, kurzweg das **Hirncentrum** nennen [1]).

§. 7.

Analyse der Versuche über das Kleinhirn.

Im Allgemeinen sind die Ausfallserscheinungen nach Abtragung des Kleinhirns gering und von den Autoren bisher übersehen worden, weil sie erst bei Anwendung der feinsten Untersuchungsmethoden zu Tage treten. Dazu tritt als erschwerender Umstand die Thatsache, dass bei der sehr geringen Entwickelung des Kleinhirns auch der functionelle Werth desselben an und für sich auf einen unbedeutenden Betrag herabgedrückt sein kann.

Deshalb sind alle Folgerungen nur mit der grössten Reserve zu behandeln und ich würde vollkommen auf eine Deutung des Gesehenen verzichten, wenn die spärlichen Daten nicht von so auffallender Constanz wären.

Es sind namentlich zwei Thatsachen, welche so sehr constant und sonst unter keiner anderen Bedingung auftreten. Die eine ist die, dass der Frosch ohne Gross- und Kleinhirn, wenn er sich in dem Wasserbassin mit senkrechten Wänden befindet (vergl. oben S. 14) und aus demselben herauszuspringen versucht, regelmässig zu kurz oder zu lang springt, so dass er in das Zimmer gelangt, was einem Frosche mit Kleinhirn niemals passirt, welcher im Gegentheil ebenso regelmässig die

[1]) Es ist fraglich, ob, wenn man einmal den Mechanismus des Hirncentrums wird eingehender studiren können, aus mechanischen Gründen die Trennung zwischen demselben und seinen Erregungsquellen wird aufrecht erhalten werden können. Aber vom physiologischen Standpunkte mag vorläufig diese Trennung festgehalten werden, weil man die Grenzen zunächst nicht angeben könnte. Anatomisch ist die Trennung nicht vorhanden, da die Mittelhirnbasis ja die unmittelbare Fortsetzung des Nackenmarkes darstellt.

Einfassung des Bassins richtig erreicht und dort sitzen bleibt. Die zweite Thatsache ist die, dass der Frosch ohne Kleinhirn, wenn er nach zu kurzem Sprunge z. B. die Einfassung erreicht, er nicht den ganzen Körper auf das feste Land nachzieht, sondern sehr häufig sich so placirt, dass ein Theil des Hinterkörpers über den Rand hinaussieht und in der Luft schwebt.

Namentlich die erste Thatsache scheint mir auf ungenügende Disposition über die Grösse der nothwendigen Muskelanstrengung hinauszulaufen. Deshalb würde ich schliessen, dass in dem Kleinhirn des Frosches Elemente des Muskelsinnes enden; aber sicherlich können es nur wenige Elemente dieser Art sein und dazu lässt sich gar nicht sagen, welchen Muskeln sie anzugehören hätten.

In Summa muss man zugestehen, dass das Kleinhirn des Frosches kein günstiges Object für das Studium seiner Functionen ist, und dass man besser thut, sein Urtheil über die Functionen des Kleinhirns zu reserviren für die Thiere mit reich entwickeltem Kleinhirn, wie z. B. die Fische.

§. 8.

Weitere experimentelle Untersuchung der Mittelhirnbasis.

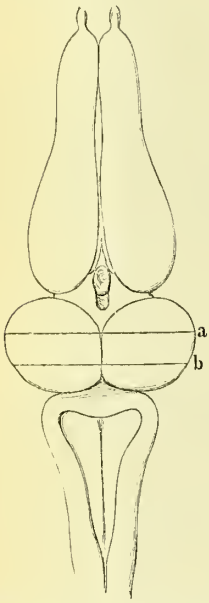
Soviel ich übersehen kann, hat bisher kein Autor es riskirt, die Zweihügelgegend selbst, mit dem Messer partiell zu zerlegen [1]). An mich trat die Nothwendigkeit, in diese Region einzudringen, heran, als die grosse Wichtigkeit solcher Versuche sich im Verlaufe der Beobachtung immer mehr herausstellte. Aber ich wurde rasch belehrt, dass diese Gegend unangreifbar ist: die Operation schien hoffnungslos. Erst als ich gezwungen war, für die totale Abtragung der Zweihügel neue operative Hülfsmittel auszusinnen, da gelang auch die Inangriffnahme der partiellen Operation dieser Gegend. Mit dem oben Fig. 6 (S. 36) abgebildeten Messerchen zur Abtragung der Zweihügel lassen sich auch symmetrische Abtragungen in verschiedener Höhe dieser Gegend aus-

[1]) Ausgenommen ist Bechterew (Pflüger's Archiv, Bd. 33), aber seine Methode entspricht nicht den hier aufgestellten Grundsätzen.

führen. Aber der operirenden Hand fehlen hierbei als Wegweiser die vorgezeichneten anatomischen Linien, die man deshalb als Operationslinien selbst legen muss.

Die vorderen Begrenzungslinien der Zweihügel laufen gegen die Mitte in einem etwa rechten Winkel zusammen, dessen Spitze gerade in der Mittellinie liegt. Setzt man das Messer auf die Spitze dieses Winkels senkrecht zur Axe des Nervensystems auf, so hat man die erste Trennungslinie. Von hier bis zum hinteren Rande der Zweihügel theilt man das Feld in zwei Theile durch eine mittlere Linie, so dass man die Zweihügel durch zwei Linien in drei Abtheilungen zerlegt. Eine weitere Zerlegung erschien vor der Hand weder indicirt, noch auch mit genügender Sicherheit ausführbar. Schneidet man in der ersten Schnittlinie, also in der Linie *a* (vergleiche Fig. 12), wobei man wieder auf durchaus symmetrische Abtragung sehen muss, um keine Zwangsbewegungen nach der einen oder der anderen Seite zu bekommen, so ist das Resultat im Allgemeinen recht gut und der Erfolg sehr ähnlich der isolirten Abtragung der Sehhügel: die Bewegung auf dem Lande ist relativ gut, im Wasser schwimmt der Frosch, wenn auch nicht lange, so doch coordinirt. Seine Stimme ist erhalten, die Farbe der Haut ist dunkel. Die Exemplare waren mehrere Wochen (4 bis 6 Wochen) am Leben geblieben, innerhalb deren sich in dem geschilderten Verhalten nichts geändert hatte. Diese Abtragung hatte demnach, soweit erkenntlich, gegen die isolirte Abtragung der Sehhügel nichts Neues zu Tage gefördert.

Fig. 12.



Wenn man in der Linie *b* den zweiten Schnitt führt (selbstverständlich bei einem neuen Exemplar), also die vorderen zwei Drittel des Mittelhirns abträgt und am besten zwei Tage nach der Operation wartet, so beobachtet man bei der Prüfung durch Reizung der Haut, namentlich der des Hinterkörpers, eine ausserordentlich geringe Erregbarkeit: der Frosch ist zu keiner Kriech- oder Sprungbewegung zu bringen. Dagegen zeigt er entschieden Neigung statt vorwärts, rückwärts zu

gehen. Reizt man statt des Rumpfes die Zehen und namentlich die Zehenspitzen, indem man sie unter dem Finger rollen lässt, also nicht durch Druck oder Zug, so gehen die Frösche alle ausnahmslos stets rückwärts. Dieser Rückwärtsgang war nach wochenlanger Beobachtung der nämliche geblieben. Das war eine sehr wichtige Beobachtung, denn hiermit waren endlich die Bedingungen des Rückwärtsganges sicher ermittelt, deren Auffindung ich bisher vergeblich angestrebt hatte. Diesen Rückwärtsgang hatte ich, wie oben bemerkt, nach totaler Abtragung der Zweihügel wiederholt, aber nicht regelmässig gesehen und konnte die Bedingungen für seine Entstehung trotz vieler Bemühungen nicht aufdecken. Jetzt fand ich diese Bedingungen durch planmässige Untersuchung von anderer Seite her und constatire, dass also das hinterste Drittel oder noch besser eine ganz schmale Leiste der hinteren Zweihügelgegend erhalten sein muss, wenn der Rückwärtsgang mit der wünschenswerthen und nothwendigen Regelmässigkeit auftreten soll. Nicht selten gestaltet sich der Versuch auch so, dass schwache Erregung der Zehen in der angegebenen Weise zum Rückwärtsgang, stärkere Reizung zum Vorwärtsgang führt; aber der Rückwärtsgang wird in keinem Falle vermisst werden.

Da ich mich auf Angaben in der Literatur erinnerte, wonach bei Vögeln Rückwärtsgang nach Verwundung des Kleinhirns beobachtet worden ist [Magendie, Flourens][1]), so war es nothwendig, nunmehr auch das Kleinhirn auf diesen Fall zu prüfen. Aber die Abtragung des Kleinhirns änderte an dem Resultate nichts, so dass der Rückwärtsgang ausschliesslich Function des hintersten Drittels der Zweihügelbasis bleibt.

Im Wasser sieht man keine rückwärtigen Bewegungen, aber der Frosch schwimmt uncoordinirt. Der Quackreflex hat aufgehört, die Hautfarbe ist häufig, aber nicht immer, dunkel.

---

[1]) Cl. Bernard (S. les fonctions du système nerveux, T. I, p. 490) berichtet: „Magendie et Flourens ont encore observé des mouvements de progressions soit en avant soit en arrière. Le recul serait déterminé par la blessure du pédoncule postérieur du cervelet: il est toutefois difficile à produire."

§. 9.

Analysirende Bemerkungen zu diesen Thatsachen.

Die zwei Abtragungen innerhalb der Zweihügelbasis bringen zunächst das wichtige negative Resultat, dass wir keine Veranlassung haben, in dieser Gegend ein weiteres motorisches Centrum zu vermuthen. Vielmehr deutet Alles darauf hin, dass es sich ebenfalls um Zerstörung von Elementen handelt, auf denen unserem Hirncentrum sensible Erregungen zugetragen werden. Welcher Natur diese Elemente sind, darüber lässt sich im Falle der Abtragung bei *a* (s. Fig. 12) nichts aussagen, da hier keine neuen Ausfallserscheinungen gegen die isolirte Abtragung der Sehhügel eintreten. Um so überraschender sind die Ausfallserscheinungen bei dem Schnitt in *b*: statt des Vorwärtsganges hat sich ein constanter Rückwärtsgang eingestellt, ein Resultat, das mir so erklärbar zu sein scheint, dass die sensiblen Elemente in der Zweihügelbasis eine ganz bestimmte locale Anordnung besitzen, welche es eben ermöglicht, dass gewisse Bewegungsformen, wie in diesem Falle, abgesondert werden können. Nähere Vorstellungen hierüber angeben zu sollen wäre etwas verfrüht, nur soviel scheint der Versuch zu lehren, dass die Elemente, welche Vorwärts- und Rückwärtsgang hervorrufen, von verschiedener Erregbarkeit sind, und zwar so, dass die ersten höhere Erregbarkeit besitzen als die anderen. Daher müssen jene erst abgetragen werden, damit die anderen wirken und den Rückwärtsgang hervorrufen können. Doch soll hier der Vorstellung nicht Raum gegeben werden, dass es sich um specifische Elemente für Vorwärts- und Rückwärtsgang handelt, sondern ich meine, dass eine ganz bestimmte Combination von Erregungen nöthig ist, um den Vorwärtsgang einzuleiten; dass aber, wenn aus diesem Complex ein bestimmter Antheil herausgenommen wird, dann der Rückwärtsgang entstehen mag. Dass diese beiden Elemente räumlich getrennt, also dem operativen Eingriffe zugänglich sind, selbst innerhalb eines räumlich so wenig ausgedehnten Gebietes, ist gewiss eine ebenso interessante als überraschende Thatsache. Nicht minder belangreich ist, dass auch die anatomische Untersuchung dieser Gegend auf ein solches Verhalten hinweist. Stieda

(l. c. S. 300) schreibt: „Die *Pars peduncularis* enthält in dem aus grauer Substanz bestehenden, dem Ventrikel zugekehrten Theile eine grosse Menge kleiner Nervenzellen, von denen jedoch meist nur die Kerne sichtbar sind; sie sind sehr regelmässig in Reihen geordnet und durch zarte Faserzüge von einander getrennt. Sie bilden somit geschwungene Linien, welche der Umrandung des Ventrikels parallel laufen und sich ohne Grenze bis in das Dach fortsetzen."

Eine grosse Analogie zu dem eben Gesagten bildet das Verhalten des Frosches in seinen Schwimmbewegungen nach dem Schnitte in *a* und in *b*; im ersten Falle coordinirtes, im anderen Falle uncoordinirtes Schwimmen. Zur Erzeugung des ersteren fliessen dem Centrum eine bestimmte Summe von Erregungen zu, welche im zweiten Falle um eine gewisse Grösse reducirt worden ist und deshalb nunmehr eine andere Bewegungsform erzeugen kann.

§. 10.

Die Physiologie des Hirncentrums.

Es wird nunmehr an der Zeit sein, das aufgefundene Bewegungscentrum etwas weiter auszustatten, um es zu einem physiologischen Individuum heranwachsen zu lassen.

Seine Leistungen lassen sich in folgenden Satz zusammenfassen: „Das Hirncentrum ist das einzige Locomotionscentrum des Körpers, welches alle complicirten Bewegungen desselben nach Maassgabe der Erregungen ausführt, die ihm aus mehreren Quellen zufliessen. Solche Quellen sind das Grosshirn, die Sehhügel, das Mittelhirn (Decke und Basis) und das Kleinhirn."

Der erste Theil dieses Satzes entspricht einer Ableitung aus gewissen Thatsachen, bedarf also keines weiteren Beweises; der zweite Theil ist eine Hypothese, zu welcher uns bestimmte Beobachtungen geführt haben.

Es erwächst uns nunmehr die Verpflichtung, die Thätigkeit des Hirncentrums zu beleuchten, soweit das überhaupt möglich ist; dabei seine Functionen abzugrenzen gegen die schon bekannten Leistungen

des Grosshirns und des Rückenmarkes, resp. sie einzufügen in den vorhandenen Rahmen und endlich die motorischen und sensiblen Bahnen zu bestimmen, welche dem Hirncentrum dienen.

Diese Punkte sollen indess nicht ausschliesslich in dieser Reihenfolge erörtert werden, sondern mit Rücksicht auf die Bequemlichkeit der Darstellung bald den einen, bald den anderen heranziehend. An der Stelle, wohin wir das Centrum verlegt haben, müssen nach allen unseren Kenntnissen von den Leistungen der nervösen Centralorgane Haufen von Ganglienzellen liegen, welche die Träger der Functionen des Centralnervensystems sind. Die histologische Untersuchung hatte schon im Voraus ihre Anwesenheit an dieser Stelle festgestellt [1]).

Die Thätigkeit innerhalb dieses Centrums in dem oben angedeuteten Sinne mag man sich so vorstellen, dass, wie bei irgend einer complicirten Maschine, ein System von Hebeln existirt, welches so angelegt ist, dass beliebige Combinationen derselben zusammengestellt werden können, welche Bewegungen jeder Art anzuregen vermögen. Die Anregungen zu solchen Combinationen fliessen dem Centrum von der Peripherie her zu, wo Reize auf centripetale Nerven einwirken. Diese Combinationen können durch Hemmungsvorrichtungen modificirt werden; vielleicht ebenfalls durch Anregungen, welche von aussen, von der Peripherie her zugetragen werden.

In gleich günstiger Weise unterstützt uns die Histologie bei der Untersuchung über die centrifugalen Bahnen, welche von dem Hirncentrum ausgehen. Jene Disciplin lehrt nämlich, dass im Allgemeinen jede motorische Wurzel des Rückenmarkes aus einer Ganglienzelle des betreffenden Rückenmarksabschnittes kommt. Die Richtigkeit dieser Lehre ist durch E. A. Birge [2]) zu völliger Gewissheit erhoben worden, welcher durch Zählungen nachweisen konnte, dass die Summe der Ganglienzellen in den grauen Vorderhörnern mit derjenigen der motorischen Wurzeln völlig übereinstimmt. Daraus folgt aber auch umgekehrt, dass die motorischen Bahnen, welche vom Gehirn her das Rückenmark heruntersteigen, sämmtlich, wenn sie zu den Muskeln gelangen sollen, und das ist ja ihre Bestimmung, durch die Ganglien-

[1]) Vergl. Stieda, l. c.

[2]) E. A. Birge, Ueber die Reizbarkeit der motorischen Ganglienzellen des Rückenmarkes. Du Bois-Reymond's Archiv f. Physiologie, 1882, S. 482.

zellen der Vorderhörner hindurchtreten müssen, womit aber seinerseits wieder erwiesen ist, dass die motorischen Leitungsbahnen des Hirncentrums von dem Moment ab, wo sie in die Ganglienzellen der Vorderhörner eingetreten sind, identisch sind mit den motorischen Bahnen der motorischen Rückenmarkscentren. Daher benutzt das Hirncentrum für seine centrifugalen Leistungen allemal die gegebene motorische Bahn der Rückenmarkscentren in ihrer ganzen Ausdehnung. Diese Auffassung ist schon bewiesen in den Versuchen, wo durch Erregung des Hirncentrums ein regelmässiger Tetanus sämmtlicher Skelettmuskeln eingeleitet worden ist, nach dessen Ablauf die Reflexe des Rückenmarkes verschwanden, weil der Reflexapparat erschöpft war. Welchen Weg diese Bahnen innerhalb des Rückenmarkes auf der Strecke vom Hirncentrum bis zu den Rückenmarkscentren nehmen, ist vor der Hand ohne Belang.

Eine Abgrenzung gegen das Grosshirn könnten wir deshalb unterlassen, weil wir, um die Verhältnisse zu vereinfachen, uns wesentlich nur mit dem grosshirnlosen Frosche zu beschäftigen brauchen. Aber wir haben für das Grosshirn nur die eine Bestimmung abgeleitet, dass es der Sitz des Willens ist, und diese Eigenschaft wurde oben darin verwerthet, dass wir das Grosshirn als eine Quelle sensibler Erregungen unserem Hirncentrum dienstbar gemacht haben. Diese Folgerung involvirt die Vorstellung, dass jede willkürliche Ortsbewegung durch Intervention des Hirncentrums erfolgen muss. Jede weitere Analyse dieser Verhältnisse geht über unsere augenblicklichen Mittel hinaus; wir brechen deshalb hier ab.

Die phylogenetische Entwickelung der Vertebraten lehrt, dass das Rückenmark eine weit ältere Bildung als das Gehirn darstellt; man braucht zum Vergleiche nur den Amphioxus und die Familie der Petromyzonten zusammen zu stellen. Die Ontogenie zeigt, dass Gehirn und Rückenmark einem gemeinsamen Boden entstammen [1]), aus dem das Gehirn durch besonderes Wachsthum hervorgegangen ist. Es besteht demnach zwischen diesen beiden Abschnitten des Centralnervensystems eine Continuität, welche sich anatomisch auch darin bekundet, dass das Gehirn aus denselben Elementen zusammengesetzt ist, wie

---

[1]) Kölliker, Entwickelungsgeschichte, 2. Auflage, 1873, S. 504.

das Rückenmark; ja sogar die Anordnung dieser Elemente ist an beiden Stellen vielfach eine gleiche oder ähnliche. Wir können deshalb schliessen, dass auch physiologisch eine gleiche Continuität vorhanden ist, d. h. dass unser Hirncentrum zunächst dieselben Qualitäten behalten haben kann, welche die analogen Centren des Rückenmarkes besitzen. Die charakteristische Grundeigenschaft der Centren des Rückenmarkes ist, allgemein gesagt, die Fähigkeit des Reflexes und diese Eigenschaft können und müssen wir nach unseren Beobachtungen auch dem Hirncentrum zusprechen. Wenn das richtig ist, so werden die centripetalen Bahnen, welche sensible Eindrücke von der Peripherie nach dem Rückenmark tragen, sich dort durch das Fasernetz der grauen Substanz bis zum Hirncentrum fortsetzen, um dasselbe mit dem Rückenmark und der ganzen Peripherie zu verbinden. Auf diese Weise werden also ähnlich wie dem Rückenmarke auch dem Hirncentrum von allen Punkten der Körperoberfläche sensible Erregungen zuströmen können. Daher ist es verständlich, dass, mit dieser Qualität allein ausgerüstet, der Frosch, wenn er nur im Besitze des Hirncentrums sich befindet, im Stande ist, für die Conservirung seiner Haltung zu sorgen vermöge des Tonus, welcher ja ein Reflexvorgang ist; ganz ebenso wie auch ein sogenanntes Rückenmarkspräparat mit Hülfe desselben Tonus eine bestimmte Anordnung seiner Gliedmaassen verlangt. Andererseits ist begreiflich, dass auf diese Weise jede hinreichend intensive Erregung irgend eines Punktes der Körperoberfläche eine geordnete Reflexbewegung hervorrufen wird, die stets in einer Locomotion des ganzen Thieres besteht, weil dies eben die adäquate Bewegung dieses Centrums ist, wie die Abwehrbewegung jene der Rückenmarkscentren darstellt. Wächst der Reiz, so können auch hier als Antwort auf denselben ungeordnete, selbst tetanische Contractionen sämmtlicher Skelettmuskeln folgen. Das Hirncentrum stellt sich also zunächst gerade in functioneller Beziehung als eine unmittelbare Fortsetzung des Rückenmarkes dar, vor welchem es allerdings den Vorzug besitzt, wenn auch nicht complicirtere, so doch ausgiebigere Bewegungen einleiten zu können, weil es einen Vereinigungspunkt aller Skelettmuskeln repräsentirt, was im Rückenmark ja niemals vorkommt, da dort immer nur einzelne Muskeln gruppenweise functionell vereinigt werden. Wenn diese Bewegungen mit Vorbedacht

nicht als complicirter bezeichnet werden, als jene des Rückenmarkes, so geschieht dies deshalb, weil die letzteren an sich schon complicirt genug sind.

Wenn das Hirncentrum auf der einen Seite den Boden deutlich zeigt, dem es entsprossen ist, so trägt es auf der anderen Seite ebenso deutlich den Stempel der Vervollkommnung, zu der es herangewachsen ist. Diese Vervollkommnung ist dadurch gewonnen, dass unser Centrum im Gegensatz zu den Rückenmarkscentren auch mit den Sinnesnerven in organische und functionelle Verbindung gesetzt ist. Von diesen Nerven kennen wir sicher Anfangs- und Endstation — Peripherie und Grosshirn — aber ebenso sicher folgt aus einer Anzahl von Beobachtungen, dass zwischen jenen zwei Punkten noch ein dritter gegeben ist, nämlich jener, wo die Uebertragung der die Sinnesnerven heraufkommenden Reize auf das Hirncentrum stattfindet und wo deshalb eine Verbindung zwischen diesen beiden Organen vorhanden sein muss.

Um diese Behauptung zu beweisen, mögen hier einige Belege eingefügt werden. Für den Balancirversuch haben wir nachgewiesen dass es die Empfindungen der Haut, der Muskeln und Gelenke sind, welche den Anstoss zur Bewegung geben und für zweckmässigen Ablauf derselben sorgen, folglich müssen doch die specifischen Sinnesnerven der Haut mit dem Bewegungscentrum in Verbindung stehen. Da wir als einziges Bewegungscentrum des Gehirns unser Hirncentrum aufgefunden haben, so müssen die Sinnesnerven der Haut mit diesem Centrum in Verbindung treten. Durch den Umstand, dass die specifischen Hautnerven von den eigentlich sensiblen Nerven nirgends zu trennen sind, erscheinen die Verhältnisse so complicirt, dass nicht sicher zu übersehen ist, ob jener Schluss auch wirklich hier der einzig mögliche ist. Wir müssen deshalb ein klareres Beispiel liefern. Dasselbe findet sich im Bereiche der Sehnerven: Wenn der grosshirnlose Frosch die Höhe eines ihm vorgesetzten Hindernisses genau zu taxiren weiss, und man annehmen kann, dass diese Taxirung nach dem Netzhautbilde in irgend einer Weise regulirt wird, so muss der Sehnerv eine Verbindungsbahn zu unserem Centrum besitzen. Noch schlagender erscheint die folgende Beobachtung: Wenn man bei einem grosshirnlosen Frosch die Cornea reizt, so erfolgt zunächst der bekannte

Schluss der Augenlider, den man auf neuen Reiz einige Male wiederholen lassen kann; der *N. trigeminus* ist die sensible Bahn des in Anspruch genommenen Reflexbogens. Hat man dieses Auge aber durch die entsprechende Verwundung gelähmt, so dass es vollkommen starr und unbeweglich offen steht, so habe ich in vielen Fällen bei lebhaften Exemplaren auf die erste Reizung der Cornea den Frosch sich wegwenden und dem Reize gemächlich aus dem Wege gehen sehen (Ausnahmen davon beobachtet man freilich auch dabei). Dieser Versuch lehrt ganz unzweideutig, dass der Schatten, welchen der erregende Körper, als er die Cornea berührte, auf die Retina warf, dieselbe erregt hat und dass diese Erregung durch entsprechende Bahnen auf das Bewegungscentrum übertragen worden ist. Daher würde für diesen Fall bewiesen sein, dass der Sehnerv zu dem Hirncentrum in directer Beziehung steht. Was von dem Sehnerven gilt, können wir von den übrigen Sinnesnerven voraussetzen, ohne indess beim Frosche ganz directe Beweise dafür beibringen zu können.

Anders verhält sich das Rückenmark den Sinnesnerven gegenüber: dieselben, namentlich der Seh- und Hörnerv, stehen in keinem organischen Zusammenhange mit dem Rückenmark. Schwieriger gestaltet sich die Frage schon für die Sinnesnerven der Haut; indess weist das physiologische Experiment auf einen blossen Durchgang der Sinnesfasern in den Hintersträngen des Rückenmarkes mit vieler Wahrscheinlichkeit hin und die anatomische Untersuchung erhebt gegen diese Schlussfolgerung keinen Widerspruch, sondern schliesst sich ihr sogar an. Schwalbe[1]) schreibt darüber: „Dagegen ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass einzelne Fasern der motorischen oder sensiblen Wurzeln entweder ohne oder mit Kreuzung direct zum Gehirn aufsteigen und erst innerhalb dieses ihre erste Ganglienstation erreichen."

Bevor wir weiter gehen, soll eine neue Bezeichnung eingeführt werden, um einen kürzeren Ausdruck zu gewinnen. Das Hirncentrum haben wir in Verbindung gesetzt mit den rein sensiblen Nerven und diese Verbindung auf gleiche Stufe gestellt mit jener, welche die Centren des Rückenmarkes mit den gleichen Nerven bilden. Die Erregung, welche in dieser Combination zu Stande kommt, möge als excitomotorische

[1]) Neurologie 1880. S. 382.

Erregung bezeichnet werden. Auf der anderen Seite ist dasselbe Centrum mit den specifischen Sinnesnerven in Verbindung gesetzt worden; die Erregung, welche in dieser Combination entsteht, soll sensitomotorische Erregung benannt werden. Diese Namen sind schon früher von Carpenter gebraucht worden, aber sie haben sich keines Beifalles zu erfreuen gehabt, wenigstens nicht in der deutschen Literatur, weil der Autor damit sehr bestimmte Vorstellungen über die Betheiligung des Grosshirns resp. des Bewusstseins verbunden hatte, über welche wir in der That nichts aussagen können. Alle diese Vorstellungen liegen meiner Auffassung fern; die beiden Namen sollen nur den einen Unterschied kennzeichnen, dass das Hirncentrum das eine Mal mit rein sensiblen, das andere Mal mit specifischen Sinnesnerven in Verbindung steht. Ob die innere Mechanik dieses Vorganges verschieden ist oder nicht, ob sie auch nur verschieden sein kann oder nicht, ob der Wille Antheil hat oder ausgeschlossen ist, darüber will die Bezeichnung nichts aussagen. Sie soll, wie bemerkt, nur eine kurze Bezeichnung sein für einen an sich völlig unbekannten Vorgang, der nur in seinem Anfangs- und Endgliede gegeben ist. Bei dieser Bescheidung hoffe ich, dass der Leser die Namen annehmbar finden wird. Während das Rückenmark demnach nur excitomotorische Erregungen aufnehmen kann und auf diese Weise zu einer Reihe von zweckmässigen Bewegungen befähigt ist, fliessen dem Hirncentrum neben diesen auch reichlich sensitomotorische Erregungen zu, welche die Ursache aller jener complicirten Locomotionen werden, die wir beim Frosche kennen gelernt haben.

Nach unserer obigen Auffassung steht jede beliebige sensible Nervenfaser sowohl mit dem entsprechenden Theile des Rückenmarkes in Verbindung, auf welcher Bahn bei dem Rückenmarkspräparat die Reflexbewegung ausgelöst wird, als auch mit dem Hirncentrum, so dass der gleiche Reiz sowohl im Rückenmarke als im Hirncentrum excitomotorische Erregungen setzen würde. Dazu kommt, dass auch in centrifugaler Richtung die ausführenden Organe beider Systeme von einem gewissen Punkte der Bahn ab sogar identisch sind. Dieses Verhältniss müsste nothwendiger Weise zu gegenseitigen Störungen in den Bewegungen führen, wenn nicht in jedem Falle die beiden Bewegungen der Zeit oder der Form nach auseinanderfallen. Was

die Form betrifft, so geschieht dies ausnahmslos deshalb, weil das Rückenmark als adäquate Bewegung im Allgemeinen Abwehrbewegungen erzeugt, welche einen vollkommen anderen Charakter besitzen, als die adäquaten Bewegungen des Hirncentrums, welche im Allgemeinen Locomotionen, Ortsbewegungen, sind. Das zeitliche Auseinanderfallen dieser beiden Bewegungsformen ist aber durchaus nicht verbürgt, im Gegentheil sogar zweifelhaft, weil der periphere Reiz, der beide Apparate erregt und von demselben Punkte der Peripherie ausgeht, Wege durchläuft, deren Differenz im Verhältniss zu der geringen Fortpflanzungsgeschwindigkeit, welche erfahrungsgemäss das Nervenprincip besitzt, zu klein sein könnte, um Störungen zu verhüten.

Was in Wirklichkeit vorgeht, das lässt sich durch den Versuch ermitteln, indem wir einen Frosch, der sich im Besitze des Mittelhirns befindet und der frei auf einer Unterlage sitzt, mit minimalen Reizen erregen, dieselben allmälig steigern und beobachten, was nach jener Richtung geschieht. Für unsere Verhältnisse ist eine sehr verdünnte Säure — Schwefelsäure — der geeignete Reiz; man beobachtet den Effect der Application dieser Säure auf die Haut und zwar mit Rücksicht auf Locomotion und Wischbewegungen. Der Versuch gestaltet sich in folgender Weise: Man verwendet am besten Frösche, denen Grosshirn und Sehhügel vor 24 bis 48 Stunden abgetragen worden sind (man kann indess auch Frösche ohne Mittelhirn nehmen), setzt dieselben auf eine auf dem Tische liegende Glasplatte; sie müssen so beschaffen sein, dass sie keinerlei Bewegungen machen, so lange bis sie von einem äusseren Reize getroffen werden. Hat man sich davon überzeugt, so applicirt man ihnen auf eine vorher fixirte Stelle der Haut, des Rückens oder der Oberschenkel aus einem Tropfglase einen oder mehrere Tropfen der verdünnten Säure. Der Erfolg dieser Reizung ist ein verschiedener: Der Frosch macht einige Sprünge und versinkt danach wieder in seine gewohnte Ruhe oder aber es erfolgt von vornherein gar keine Reaction. Dann wird man durch allmälig zunehmende Concentration der Säure den Punkt finden, wo eine Locomotion und zwar nur diese auftritt. Diese Concentration ist für jeden einzelnen Fall empirisch zu bestimmen. Wenn man jetzt langsam mit der Concentration der Säure steigt, so findet man einen zweiten Punkt, bei dem der

Erfolg sich so gestaltet, dass nach Application der Säure zunächst eine Locomotion und eine Anzahl Secunden später, zeitlich sehr deutlich zu trennen, eine Wischbewegung erfolgt. Man kann diesen Versuch auf den ersten zurückführen, wenn man bei der Wiederholung desselben mit einem kleinen Schwämmchen die Säure abwischt, nachdem die erste Locomotion ausgeführt worden ist; die Wischbewegung bleibt dann vollkommen aus. Steigt man mit der Concentration der Säure noch weiter, so kommt man zu einer dritten Versuchsform, wo die Wischbewegung der Locomotion sich unmittelbar anschliesst. Dabei sieht man ganz direct, wie die Wischbewegung die Locomotion unterbricht, welche auch wieder aufgenommen werden kann, d. h. die Wischbewegung hemmt die Locomotion oder das Rückenmark übt einen hemmenden Einfluss auf die Thätigkeit des Hirncentrums aus[1]), ein Vorgang, dessen Mechanismus nach den obigen Bemerkungen über die centrifugalen Bahnen sehr durchsichtig ist. Wie viel von der Locomotion hierbei überhaupt zu Stande kommt, hängt ausschliesslich von der Grösse des Zeitintervalles ab, welches zwischen Locomotion und Wischbewegung liegt; nähert sich dieses Intervall dem Werthe Null, so sieht man nichts von einer Locomotion, sondern es tritt allein die Wischbewegung auf, was ebenfalls vorkommt. Ausdrücklich mag hier bemerkt werden, worauf besonders geachtet worden ist, dass Locomotion und Wischbewegung, wenn sie ineinanderfallen, niemals eine neue, etwa mittlere Bewegungsform geben, sondern dass allemal eine Bewegungsform durch die andere unterbrochen resp. gehemmt wird.

Diese Versuche sind völlig constant und stehen an Regelmässigkeit der Erscheinung den sogenannten einfachen Reflexbewegungen des Rückenmarkes in nichts nach.

Wiederholt man diese Versuchsreihe an einem Frosche ohne Hirncentrum, dem also alles Hirn incl. der vordersten Abtheilung des Rückenmarkes abgetragen worden ist, so bekommt man naturgemäss ausschliesslich als Effect die Wischbewegungen.

Da die Erregbarkeit der verschiedenen Individuen eine verschiedene ist, so kann man nicht voraussetzen, dass auf denselben Reiz bei

---

[1]) Wenn ich hier von Hemmung spreche, so hat das mit der Setschenow'schen Hemmungslehre, wenigstens meiner Intention nach, nichts zu thun.

zwei verschiedenen Individuen dieselbe Form der Bewegung folgt; es können dem ganzen Plane der Untersuchung nach nur Versuche, welche an demselben Individuum nach einander angestellt worden sind, mit einander in Vergleich gebracht werden.

Aus diesen Beobachtungen kann man ableiten, dass das Hirncentrum eine höhere Erregbarkeit besitzt als die Centren des Rückenmarkes, oder anders ausgedrückt, der Schwellenwerth für das Hirncentrum ist kleiner als jener für das Rückenmark. So lange der Reiz schwach ist, erreicht er nur den Schwellenwerth für das Hirncentrum und es erfolgt eine Locomotion; ist der Reiz aber stark, so dass dadurch auch der Schwellenwerth des Rückenmarkes getroffen wird, so löseht die Reflexbewegung die Ortsbewegung aus, so dass zunächst nur die erstere erscheint. Innerhalb dieser beiden Extreme laufen alle Bewegungen je nach der zeitlichen Differenz der Einwirkung des Reizes in der oben geschilderten Weise ab.

Das ist die Einrichtung, welche die Thätigkeit der beiden Centralstationen regulirt. Es liegt auf der Hand, dass sie damit noch nicht erschöpft sein wird; so z. B. sieht man abweichende Resultate bei Anwendung von mechanischen Reizen, bei denen allerdings eine genügende Abstufung des Reizes kaum zu erreichen ist. Aber wir sind vorläufig ausser Stande, in das Getriebe dieses feinen Räderwerkes tiefer einzudringen [1]).

---

[1]) Der Nachweis, dass das Hirncentrum und die Centren des Rückenmarkes verschiedene Erregbarkeit besitzen, sollte ursprünglich auf ganz anderem Wege geführt werden. Ich gedachte, den Goltz'schen Versuch über das Verhalten von geköpften (ohne Hirncentrum) und ungeköpften Fröschen im allmälig erwärmten Bade (l. c. S. 129) mit Vortheil benutzen zu können. Ich setzte also genau nach der Vorschrift von Goltz einen Frosch, dem die vorderste Partie des Nackenmarkes vor 24 Stunden abgetragen worden war, in ein Wasserbad und erwärmte dasselbe langsam. Ich sah hierbei zu meinem grossen Erstaunen, dass auch dieser Frosch bei einer gewissen Temperatur anfing, deutliche Bewegungen zu machen, so dass der von Goltz daraus gezogene Schluss nicht gelten kann. Der Versuch gelang noch ebenso, als dem Frosch der Kopf abgeschnitten wurde, wobei sämmtliches Rückenmark vom Nackenmark getrennt war. Um jedem Zweifel an der Richtigkeit dieser Beobachtung die Spitze abzubrechen, füge ich hinzu, dass mir durch einen glücklichen Zufall die Gelegenheit geboten war, Herrn Goltz diesen Versuch in der positiven Form zu zeigen; wir wiederholten ihn mit demselben Erfolge auch an ganz frisch geköpften Fröschen. Es bleibt stets ein Räthsel, weshalb sowohl Herr Goltz selbst, wie andere Forscher diesen Versuch haben negativ ausfallen sehen. Aber eine positive Beobachtung beweist mehr als viele

Man trifft in der Literatur öfter auf die Behauptung, dass bei Anwesenheit des Mittelhirns die Reflexbewegungen einen sehr unregelmässigen Verlauf nehmen; es ist bekannt, wie diese Unregelmässigkeiten erklärt worden sind. Wenn man aber die Versuche in der angegebenen Weise anordnet, so bemerkt man solche Unregelmässigkeiten nicht; im Gegentheil, die Regelmässigkeit ist so gross, dass man die Bedingungen der Bewegung direct daraus ablesen kann: Die eintretende Bewegung ist Function des Nervenmarkes und der Intensität des Reizes, wobei der Ort der Reizung, welcher sonst als Variable eingeführt wird, mit inbegriffen ist und die gleiche Temperatur sich von selbst versteht.

Zum Schluss mag hier eine Tabelle Aufnahme finden, welche so angelegt ist, dass sie der Reihe nach von vorn nach hinten die Hirntheile des Froschhirns und dazu jedesmal dasjenige Symptom verzeichnet, welches dem betreffenden Hirntheil als specifisch zukommt, dem folgenden Hirnabschnitt demnach fehlt.

Grosshirn	Willkürliche Bewegung
Sehhügel	Balancement auf der schiefen Ebene, Sprung über Hindernisse, Sprung aus dem Wasser
Decke des Mittelhirns	Sehen
Basis des Mittelhirns	Coordinirtes Schwimmen und Quackvermögen
Hinterstes Drittel desselben Organs	Rückwärtsgang
Vorderster Theil des Nackenmarkes (*Pars commissuralis*)	Locomotion und Retrosubversion des Körpers, sowie Rotation auf der Drehscheibe. Uncoord. Schwimmen
Kleinhirn	Wenig ausgesprochene Function
Rest des Centralnervensystems	Reflexbewegung

negative und deshalb muss dieser Versuch aus der Physiologie des Rückenmarkes gestrichen werden. Uebrigens erwähnt auch Eckhard, wie ich nachträglich finde, Erfahrungen in dem von mir angegebenen Sinne*).

*) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. X, 1883, S. 122.

Anhang.

Die Ursache der Schwimmbewegungen des Frosches.

Von den Schwimmbewegungen, welche einen physiologischen Act vorstellen, ist scharf zu scheiden das Schwimmen des Körpers als solches, wie es auch einer Reihe von leblosen Objecten (Holz, Eis u. a.) eigenthümlich ist. Ob ein solcher Körper, wie man sagt, auf dem Wasser schwimmt oder nicht, hängt bekanntlich von dem Verhältniss der Dichtigkeit desselben zu der des verdrängten Wasservolumens ab. Heisst das Volumen des Körpers v und d seine Dichtigkeit, ist v das Volumen der verdrängten Wassermasse und d^1 dessen Dichtigkeit, so ist vd das Gewicht des Körpers, vd^1 das Gewicht der Wassermasse und die Kraft, welche den Körper in die Höhe treibt; $v(d-d^1)$ ist die Resultante aus beiden und je nachdem $d \gtrless d^1$ ist, sinkt oder schwimmt der Körper.

In gleicher Weise müssen wir zunächst zu entscheiden versuchen, in wie weit der Frosch durch seine physikalischen Mittel zu schwimmen im obigen Sinne im Stande ist, wobei ich gleich bemerken will, dass ich den einfach physikalischen Vorgang hierbei als „Schwimmen", den physiologischen Act als „Schwimmbewegungen" bezeichnen werde. Heisse die Dichtigkeit der durch den Froschkörper verdrängten Wassermasse d^1, jene des Froschkörpers selbst d, so hängt also Alles von dem Verhältniss $\frac{d}{d^1}$ ab. Wenn man einen todten Frosch durch Auspressen der Lungen möglichst luftfrei macht, so schwimmt derselbe nicht im Wasser, sondern sinkt auf den Boden des Gefässes, d. h. also $d > d^1$ und $\frac{d}{d^1}$ ist ein unechter Bruch. Nun besteht d aus einem constanten Antheil a, welcher der Dichtigkeit des Froschkörpers exclusive Lungeninhalt entspricht, und einem variablen Theile x, welcher der in den Lungen enthaltenen Luft entspricht und welcher die Dichtigkeit des Froschkörpers verringert, so dass $d = a - x$ und das zu betrachtende Verhältniss ist $\frac{a-x}{d^1}$. Soll der Frosch schwimmen können, so muss dieser Bruch ein echter sein. Da d^1 und a unveränderlich sind, so kann dies nur durch Veränderung von x erzielt werden

und zwar durch eine bestimmte Zunahme von x, d. h. bei einem gewissen Luftgehalte der Lungen wird der Frosch ohne jedes weitere Hülfsmittel auf der Oberfläche des Wassers schwimmen können. Ob man aber x bis zu der nothwendigen Grösse wachsen lassen kann, vermag nur der Versuch zu entscheiden.

Hat man einige noch frische todte Frösche, deren Tod aus irgend einem Grunde, z. B. nach eingreifenden Hirnoperationen eingetreten ist und bringt man dieselben ins Wasser, so würde man gemeiniglich erwarten, dass sie alle in gleicher Weise auf den Boden des Gefässes untersinken. Das ist aber durchaus nicht der Fall, denn wenn auch der eine und andere auf den Boden sinkt, so bleiben doch einige in verschiedener Höhe des Wassers schwimmend regelmässig in senkrechter Stellung mit lang ausgestreckten Hinterbeinen, so dass sich der Kopf theils unter der Oberfläche des Wassers in verschiedener Entfernung von derselben befindet, theils ragt er mehr oder weniger über die Oberfläche empor. Wenn der Zufall günstig ist, kann man eine ganz regelmässig aufsteigende Reihe solcher Frösche im Wasser hängen resp. schwimmen sehen. Von dem Frosche, der auf den Boden gesunken ist, setzt man wohl voraus, dass sein $x = 0$ sein wird. Das ist aber, wie die sofort vorgenommene Section zeigt, durchaus nicht der Fall, sondern es befindet sich in den Lungen noch anscheinend viel Luft. Dies lehrt, dass schon bei irgend einem endlichen Werthe von x unser d noch grösser ist als d^1, so dass der Frosch auf den Boden sinkt. Die innerhalb des Wassers befindlichen oder daraus hervorsehenden Frösche hatten ebenfalls Luft in den Lungen, deren Menge offenbar grösser gewesen sein muss als bei dem ersten Frosche, ohne dass die directe Inspection darüber Auskunft geben konnte. Sollte d wesentlich kleiner als d^1 werden können, so müsste offenbar x noch bedeutend zunehmen. Nachdem einem todten Frosche durch einige Nähte die Hinterbeine in die hockende Stellung gebracht worden waren, wie er sie auf dem Lande zu zeigen pflegt, wurde den Lungen mit einer kleinen Spritze soweit als thunlich eine grössere Menge Luft eingeblasen und dafür gesorgt, dass sie nicht sogleich wieder entweichen konnte. Der Frosch wurde aufs Wasser gesetzt und schwamm darauf genau wie ein normaler Frosch. Es folgt daraus, dass ein Frosch allein mit seinen physikalischen Mitteln im Stande ist, auf der Ober-

fläche des Wassers zu schwimmen oder, anders ausgedrückt, dass der Frosch ohne jede physiologische Leistung die Fähigkeit besitzt, im Wasser sein Gleichgewicht zu behaupten, d. h. auf der Oberfläche desselben zu schwimmen. Der Schluss ist indess nicht streng, weil noch nicht bewiesen ist, dass ein normaler Frosch sich so viel Luft in seine Lunge einpumpen kann, als es hier auf künstlichem Wege geschehen ist.

Setzt man einen normalen Frosch (des bequemen Experimentirens wegen einen Frosch ohne Grosshirn) auf den Boden irgend eines leeren, genügend weiten Gefässes und giesst man seitlich Wasser in das Gefäss, ohne den Frosch dabei zu treffen, so schwimmt der Frosch, wenn das Wasser genügend hoch in dem Gefässe steht, auf der Oberfläche des Wassers genau in der Stellung, die er sonst auf dem Lande einzunehmen pflegt und genau in der Stellung, welche der todte Frosch oben eingenommen hatte. Daraus folgt nun aber ganz streng, dass der Luftgehalt in den Lungen des normalen Frosches vollkommen ausreicht, um $a - x = d < d^1$ zu machen, so dass er also, so lange er unthätig ist, nicht allein auf der Oberfläche schwimmen kann, sondern sogar dazu gezwungen ist und erst in irgend einer Weise activ eingreifen muss, wenn er untertauchen will, wovon noch später gesprochen werden wird.

Wenn der Frosch also ohne jede physiologische Leistung im Wasser für sein Gleichgewicht sorgt, so kommen wir nunmehr zu der Frage nach den Gründen, welche ihn zu „Schwimmbewegungen“ veranlassen.

Der obige Versuch lehrt zunächst, dass der Gewichtsverlust, den der Körper im Wasser erfährt, resp. die daraus resultirende Druckabnahme an der Haut, nicht die gesuchte Ursache sein kann; auch nicht der einfache Contact der Haut mit dem Wasser, was auf den ersten Eindruck sehr einladend erscheint. Aber wir wollen vorsichtigerweise lieber sagen, der Contact des Wassers mit der Bauchfläche des Frosches ist nicht die alleinige Ursache der Schwimmbewegungen. Wenn man einen Frosch vorsichtig aufs Wasser setzt, so dass er die Landstellung einnimmt, so kann man ihn bei Abhaltung jedes äusseren Reizes sehr lange in dieser Lage verharren sehen, ohne dass er zu Schwimmbewegungen übergeht. Wenn er dann zu schwimmen anfängt, so ist häufig gar kein äusserer Grund dafür nachweisbar.

Ich möchte diese Beobachtung auf eine Stufe stellen mit der analogen Beobachtung, die man beim enthirnten Frosche auf dem Lande macht: Derselbe verhält sich im Allgemeinen ruhig, macht aber dann und wann eine Bewegung, die wir inneren Reizen zuschreiben. Ich bin geneigt, bei dem Versuche im Wasser ebenfalls anzunehmen, dass die Ursache seiner Schwimmbewegung in diesem Falle eine innere ist, wozu hier noch mehr Gelegenheit dadurch geboten ist, als bei jeder Athembewegung auch der ganze Körper einen leichten Stoss bekommt, dem er in kleinen Schwankungen fortwährend folgt.

Dagegen sehen wir, dass ausnahmslos jeder Frosch, wenn er ins Wasser springt oder in dasselbe geworfen wird, zu Schwimmbewegungen übergeht. Daher möchte ich schliessen, dass der allseitige Contact der Haut gegen das bewegte Wasser die eigentliche Ursache der Schwimmbewegungen bildet. Dagegen fällt aber sehr schwer ins Gewicht die Thatsache, dass ein Frosch, dem man die ganze Haut abgezogen hat, wenn er ins Wasser gebracht wird (Kochsalzbad!) vollkommen normal schwimmt, freilich nur sehr kurz, nicht wie ein unversehrter Frosch, aber er schwimmt doch und das genügt; eine Beobachtung, welche wenigstens in ihrem ersten Theile auch schon Onimus gemacht hatte (l. c. S. 645). Streng genommen würde man hier schliessen, dass die Berührung der Haut mit dem Wasser gar nichts zu thun habe mit der Einleitung der Schwimmbewegungen, aber wir haben genug Beispiele in der Biologie dafür, dass ein solcher Schluss zum wenigsten nicht vorsichtig ist; denn die Haut kann ein Factor sein und an einer anderen Stelle kann noch ein weiterer Factor wirken. Wir schliessen also vorsichtigerweise aus jenem Versuche, dass der Contact mit dem Wasser nicht die alleinige Ursache der Schwimmbewegungen ist, sondern dass es noch eine andere geben wird, die selbst den hautlosen Frosch zu Schwimmbewegungen anregt. Ich erinnere hierbei an die ganz ähnlichen Verhältnisse des Muskel- oder Gliedmaassentonus. Wenn man ein Rückenmarkspräparat auf den Tisch legt, so bringt dasselbe die Beine bekanntlich in die hockende Normalstellung. Jedermann leitet diese Thatsache von einer Thätigkeit der Hautnerven her, welche durch die Berührung mit der Tischplatte erregt worden. Zieht man diesem Präparate die Haut ab, so leistet es gar nicht selten immer noch dasselbe, weil, wie es scheint, die Nerven der Gelenke, sowie die der Sehnen

und Muskeln jenen Dienst besorgen. Ganz ebenso kann das Verhältniss beim Schwimmen sein: Wenn die Haut entfernt ist, so mögen ebenfalls die Nerven der Gelenke, der Sehnen und vielleicht auch der Muskeln durch das bewegte Wasser zu den Schwimmbewegungen angeregt werden.

Hiermit sind die Ermittelungen über die Ursache der Schwimmbewegungen erschöpft. Ich kann gestehen, dass das Resultat insofern meinen Wünschen nicht entspricht, als ich ein präciseres und eindeutigeres Resultat gern gesehen hätte. Nichtsdestoweniger kann es richtig sein! Will man es nicht annehmen, so bleibt nichts Anderes übrig als dem Gehirn des Frosches eine immanente Erkenntnissfähigkeit über Wasser oder Land zuzuschreiben. Wie ich mir diese Qualität auch vorstellen mag, so bleibt für mich doch immer die Forderung übrig, dass diese Erkenntniss nur auf Grund bestimmter peripherer Signale gewonnen werden kann. Mit dieser Forderung stehen wir aber wieder an dem Ausgangspunkte dieser Untersuchung. Zu alledem kommt noch die Schwierigkeit, dass Schwimmbewegungen gemacht werden, so lange als Locomotionen auf dem Lande möglich sind, d. h. so lange als das Hirncentrum erhalten ist.

Wir werden deshalb bis auf Weiteres schliessen, dass die Schwimmbewegungen des Frosches durch den allseitigen Contact der Haut mit dem **bewegten** Wasser ausgelöst werden.

Um einfach auf der Oberfläche des Wassers zu schwimmen, bedarf es für den Frosch nicht der geringsten physiologischen Leistung seiner Muskeln; dieser Vorgang ist ausschliesslich Function des Luftgehalts der Lungen, der ihn sogar an die Oberfläche bannt, denn jedesmal, wenn er in die Tiefe tauchen will, entquillt seinen Lungen ein reichlicher Luftstrom.

Dass übrigens centripetale Erregungen zum Centrum gelangen müssen, wenn Schwimmbewegungen möglich sein sollen, geht aus einem Versuche Cl. Bernard's hervor (Système nerveux, t. I, p. 251), wo es heisst: „Sur une autre grenouille on a ouvert le rachis dans toute son étendue; puis on a coupé les racines postérieures des quatre membres. Dans l'eau l'animal reste immobile et ne se meut pas spontanément. Quand on l'excite en piquant la tête qui est resté sensible l'animal fait des mouvements désordonnés de ses quatre membres; mais ces mouvements ne sont pas en harmonie les uns avec les autres pour déterminer un mouvement commun, celui de natation par exemple.“ —

Gleichzeitig möge hier einer Beobachtung gedacht werden, die, obgleich sehr in die Augen fallend, bisher nur wenig gewürdigt worden ist. Wenn man den Frosch in der Landstellung aufs Wasser setzt und ihn durch irgend einen Reiz zum Schwimmen anregt, so nimmt er, wenn seine Bewegungen aufgehört haben, die alte Ruhelage nicht wieder ein, sondern er kommt in einer neuen Lage zur Ruhe, welche sich von der Ruhelage auf dem Lande dadurch unterscheidet, dass namentlich die Hinterbeine vom Leibe ab in horizontaler Richtung ausgestreckt werden, so dass er mit seinem Körper in dieser neuen Ruhelage auf dem Wasser eine viel grössere Fläche bedeckt als in der anderen Lage. Die Fig. 13 (a. f. S.) zeigt besser als jede Beschreibung diesen Unterschied, dessen Onimus auch schon Erwähnung thut, aber die Angaben sind wenig ausführlich und die dazu gegebenen Abbildungen zwar sehr schön, aber so wenig anschaulich, dass sie kaum die Aufmerksamkeit der Leser haben erregen können.

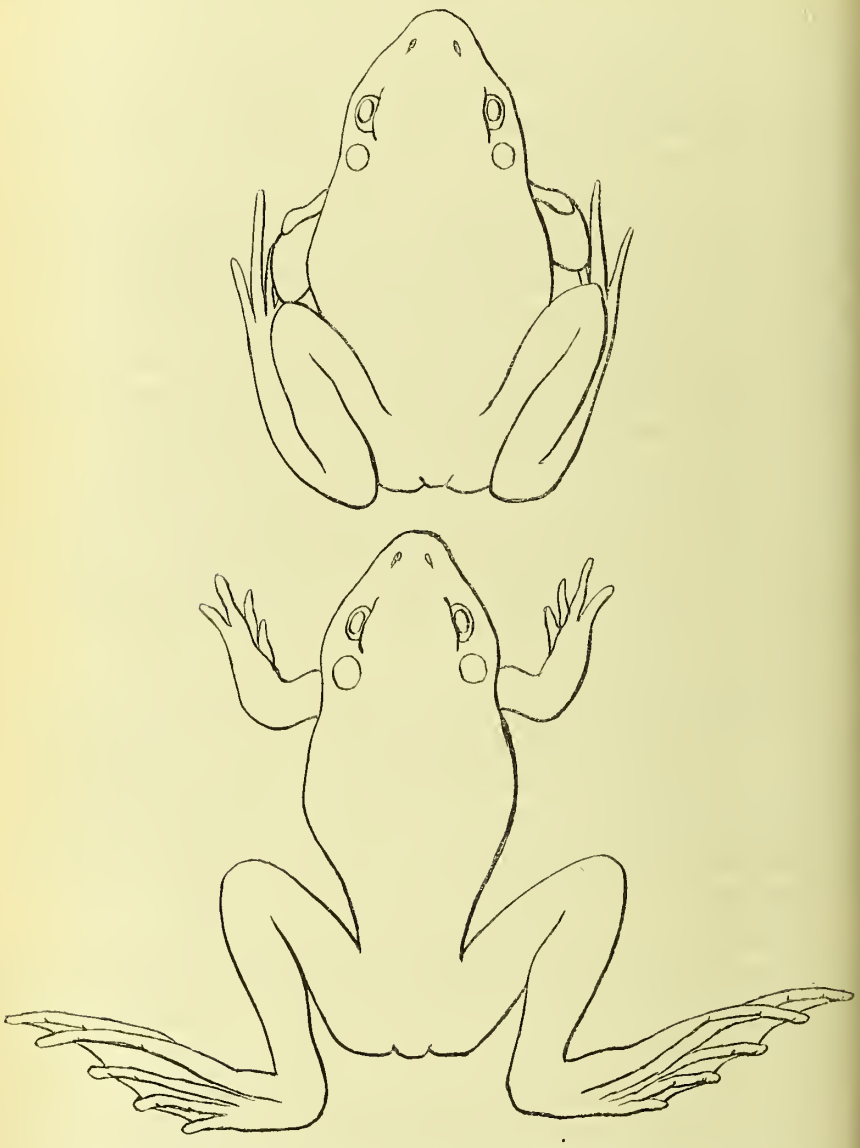
Es folgt daraus, dass der Frosch zu Lande und zu Wasser zwei verschiedene Ruhelagen hat; dass diese Ruhelage im Wasser ihre Entstehung ebenso einem Tonus zu verdanken scheint, welcher durch den Contact der Haut, der Gelenke u. s. w. mit dem bewegten Wasser in Thätigkeit versetzt wird, wie auf dem Lande durch den Contact mit der festen Unterlage.

Dieser Tonus für die Ruhelage im Wasser tritt merkwürdiger Weise immer erst dann in Thätigkeit, wenn der Frosch im Wasser schon in Bewegung gewesen ist, fehlt aber durchaus, wenn man den Frosch ruhig auf das Wasser setzt. Es scheinen überhaupt für ihn dieselben Bedingungen maassgebend zu sein, wie für die Ursache der Schwimmbewegungen. —

Endlich seien zu dem Bisherigen noch folgende Thatsachen erwähnt: Der Frosch ohne Grosshirn schwimmt auf dem Wasser so, dass innerhalb des Wassers sich befinden die Extremitäten und ein sehr kleiner Theil des Beckens, alles Uebrige ragt über das Wasser empor. Der Frosch, dessen Mittelhirn vollständig entfernt ist, schwimmt, wie schon erwähnt, auch auf dem Wasser, aber regelmässig befinden sich unter dem Wasser alle Theile bis etwa auf den Kopf, dessen Ausdehnung etwas reichlich genommen. Merkwürdig verhält sich der Frosch, dem Grosshirn und Sehhügel abgetragen sind. Derselbe pflegt sehr regelmässig nach einigen

Schwimmbewegungen reichlich Luft aus seinen Lungen auszustossen und dann unter das Wasser auf den Boden des Gefässes zu sinken.

Fig. 13.



Da wir oben gesehen haben, dass die Tiefe, bis zu welcher unsere Frösche im Wasser einsinken, lediglich Function des Luftgehaltes der Lungen ist, so folgt aus diesen Beobachtungen, dass der Luftgehalt

der Lungen nach den angeführten Operationen ein verschiedener sein muss, und weiterhin, dass diese Hirntheile einen Einfluss auf den Luftgehalt der Lunge ausüben. Worin besteht dieser Einfluss? Wenn der Frosch ohne Sehhügel jedesmal, ins Wasser gebracht, Luft ausstösst, so scheint es, dass in dem restirenden Hirntheile ein Punkt vorhanden ist, der beim Eintritt des Thieres in das Wasser gereizt wird und Exspiration macht. Nennen wir den Punkt vor der Hand accessorisches Exspirationscentrum. Wenn das richtig ist, so dürfte, weil beim Vorhandensein der Sehhügel der Einfluss dieses Centrums niemals hervortritt, es wahrscheinlich sein, dass in den Sehhügeln selbst ein jenes Exspirationscentrum balancirendes accessorisches Inspirationscentrum liegen mag.

Es fragt sich nunmehr, in welcher Gegend des Mittelhirns das accessorische Exspirationscentrum liegt? Macht man eine Abtragung in der Linie *a* (s. Fig. 12), so bekommt man, wie oben erwähnt, einen Frosch, der sich in seinen locomotorischen Fähigkeiten nicht von jenem, dessen Sehhügel allein abgetragen worden sind, unterscheidet; nur in einem Punkte besteht ein Unterschied, nämlich in seinem Verhalten im Wasser, indem er nämlich dort keine Luft aus der Lunge ausstösst und nicht auf den Boden sinkt, sondern auf der Oberfläche bleibt, aber er sinkt tiefer in das Wasser ein, als der Frosch mit erhaltenen Sehhügeln. Bei diesem Frosche würde also der Luftgehalt der Lunge ausserordentlich durch die Thätigkeit des alten in der Spitze der Schreibfeder gelegenen Athemcentrums bestimmt werden, welches allein nicht im Stande zu sein scheint, die Lungen mit Luft so zu erfüllen, wie es mit Hülfe der accessorischen Athemcentren des Mittelhirns geschehen kann.

Macht man einen Schnitt in der Linie *b* (s. dieselbe Figur), so bekommt man einen Frosch, der rückwärts geht, in Bezug auf sein Eintauchen im Wasser sich wie der vorige verhält. Trägt man endlich die ganze Vierhügelgegend ab, so sinkt der Frosch noch tiefer ein und es scheint, dass mit Annäherung der Operationsstelle an das Athmungscentrum Alterationen in der Thätigkeit desselben gesetzt werden.

Diese Verhältnisse, soweit sie sich auf die Erschliessung von Athmungscentren im Mittelhirn beziehen, erinnern an Versuche von N. Martin, welcher Beziehungen der Zweihügel zu den Athem-

bewegungen beim Frosche aufgefunden hat. Doch verlegt er an diese Stelle ein Inspirationscentrum. Meine Beobachtungen sind nur nebenbei gemacht, also nicht abgeschlossen; eine bestimmte Meinung möchte ich nur dahin äussern, dass die Zweihügel und die Sehhügel einen Einfluss auf die Athembewegungen haben; ob derselbe aber inspiratorisch oder exspiratorisch ist, mögen weitere Untersuchungen lehren. Dagegen habe ich, entgegen v. Wittich's Angaben, nach Durchschneidung der Zweihügel trotz Abhaltung jeden Reizes, die Athembewegungen niemals ausbleiben sehen. (Vergl. Eckhard, l. c. S. 117, 128.)

Dass dagegen das Athmungscentrum des Frosches an dieselbe Stelle zu verlegen ist, an welcher man es auch bei den höheren Wirbelthieren zu suchen pflegt, ist schon oben (S. 43) angegeben worden.

Weitere Aufschlüsse über den Einfluss des Gehirns auf die Hautfarbe, wovon oben (S. 29) Erwähnung geschehen ist, werden an anderer Stelle gegeben werden.

Zweites Capitel.

Die krummlinigen Bewegungen oder Zwangsbewegungen.

Erster Theil:

Die Versuche über Zwangsbewegungen.

Das störende Auftreten von Zwangsbewegungen bei vielen Operationen, welche im ersten Capitel beschrieben worden sind, zwangen mich schliesslich dazu, näher auf dieses Gebiet einzugehen. Diese Arbeit erwies sich nach zwei Seiten hin von Vortheil; einmal brachten die neuen Thatsachen Aufschlüsse und Bestätigungen zu den geradlinigen Bewegungen, andererseits konnte das ganze Gebiet selbst einem gewissen Abschlusse zugeführt werden.

Bei näherer Betrachtung stellte sich nämlich heraus, dass hier eine ausserordentliche Unsicherheit in den thatsächlichen Angaben herrscht, derart, dass kaum eine Beobachtung vorhanden ist, welche nicht durch eine entgegenstehende aufgehoben werden könnte. Die Unsicherheit bezieht sich namentlich auf die Localitäten, von denen aus diese oder jene Form der Zwangsbewegung erzeugt werden soll, sowie auf die Richtung, in welcher die auftretende Zwangsbewegung erfolgt, d. h. ob nach der verwundeten oder nach der gesunden Seite hin. Sicher und zutreffend dagegen bleiben die Angaben, welche über die Formen der Bewegung gemacht worden sind. Nach wie vor steht es fest, dass die regelmässig angegebenen drei Gruppen alle bisher bekannten Formen von Zwangsbewegungen umfassen oder dass sie sich auf diese Grundtypen zurückführen lassen.

Man unterscheidet bekanntlich drei Typen:

1) Die Manègebewegung, welche darin besteht, dass der Frosch mit der Längsaxe seines Körpers sich in der Peripherie eines Kreises bewegt.

2) Die Rollbewegung, bei welcher der Frosch um seine Längsaxe rotirt.

3) Die Uhrzeigerbewegung, wobei der Frosch sich wie der Zeiger der Uhr auf dem horizontal liegenden Zifferblatte um sein Beckenende dreht; der Radius des entstehenden Kreises ist etwa gleich der Länge des Froschkörpers. Die Drehung erfolgt entweder im Sinne des Uhrzeigers oder in umgekehrter Richtung.

Diese drei Typen sind, wenn auch der Form nach verschieden, ihrem inneren Wesen nach im Allgemeinen als gleichwerthig behandelt worden. Das ist aber unrichtig, denn, wie ich schon hier vorwegnehmen will und weiterhin beweisen werde, ist, was bisher unbekannt war, die Uhrzeigerbewegung eine Reizungserscheinung, also von vergänglicher Art, während die beiden anderen Formen wahre Ausfallserscheinungen darstellen und unvergänglich sind, so lange das Thier am Leben erhalten wird.

Die Aufgabe, deren Lösung hier angestrebt wurde, war eine doppelte; einmal nämlich waren die Punkte zu fixiren, deren Verletzung die entsprechenden Formen von Zwangsbewegungen entstehen lassen, und es war die jedesmalige Richtung der Bewegung genau zu bestimmen; andererseits aber, und das ist der viel schwierigere Theil der Aufgabe, mussten die Ursachen aufgefunden werden, welche die abweichenden Angaben der Autoren verursacht hatten. Die Aufgabe wird als gelöst zu betrachten sein, wenn man alle Angaben, welche über Zwangsbewegungen gemacht worden sind, entsprechend zu localisiren vermag.

Eine historische Entwickelung dieser Frage hier zu geben, erscheint wegen der grossen Masse von Material sowohl als auch deshalb überflüssig, weil man sie in jedem grösseren Werke über Physiologie und auch anderweitig reichlich genug vorfindet; im Uebrigen verweise ich auf Eckhard's Darstellung [1]).

Die Zwangsbewegungen entstehen bekanntlich nach einseitigen Verletzungen des Gehirns und des Nackenmarkes oder, allgemeiner ausgedrückt, nach asymmetrischer Verletzung der angegebenen Theile, insofern als auch beide Seiten verletzt sein können, aber in ungleichem Grade.

---

[1]) L. c. 100 u. f.

Um für die ersten Versuche eine feste Basis zu haben, wurde die asymmetrische Verletzung so eingerichtet, dass jedesmal ein bestimmter, in anatomische Grenzlinien eingeschlossener Hirntheil einseitig vollkommen abgetragen worden ist. So wurden der Reihe nach einseitig das Grosshirn, der Sehhügel, der Zweihügel, das Kleinhirn abgetragen und endlich eine einseitige totale Durchschneidung des Nackenmarkes vorgenommen. Nach der Operation wurden die Thiere auf den Tisch gesetzt, sogleich beobachtet, ohne sie aber zu reizen; die nähere Untersuchung geschah erst nach 24 Stunden und wurde bis mindestens über zwei Wochen ausgedehnt. Die Beobachtungen beziehen sich auch hier ausnahmslos auf den Frosch.

§. 1.

Einseitige Abtragung des Grosshirns.

Nach dieser Operation sieht man nichts, was den Zwangsbewegungen ähnlich sehe. Die bisherigen Angaben sind damit ebenfalls in Uebereinstimmung.

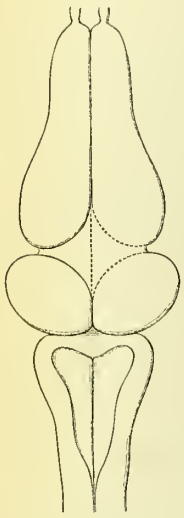
§. 2.

Einseitige Abtragung der Sehhügel.

Mit demselben kleinen Messerchen, das oben in Fig. 3 abgebildet ist, wird der Sehhügel umschnitten und zwar in der Trennungslinie zwischen Seh- und Zweihügel, ferner in der Trennungslinie zwischen Sehhügel und Grosshirn, endlich ein Schnitt in der Mittellinie, der die Sehhügel der beiden Seiten von einander trennt. Das umschnittene Stück wird regelmässig mit der Pincette herausgehoben und man überzeugt sich durch Auftupfen des Blutes vermittelst kleiner Schwämmchen von dem bis auf die *Basis cranii* gesetzten Defecte. Ein Bild der Abtragung giebt die Fig. 14 (a. f. S.). Die Ausführung dieser sowie aller folgenden Operationen ist an sich nicht gerade schwierig; erfordert aber, soll sie gut gemacht werden, Erfahrung und Uebung.

Bringt man den Frosch auf den Tisch, so beobachtet man entweder eine starke Prostration: der Frosch sitzt bewegungslos; oder aber man sieht sogleich sehr schöne Uhrzeigerbewegungen auftreten, die nach der gesunden Seite gerichtet sind. Welche Erscheinung auftritt, lässt sich in keinem Falle voraussagen; das unterliegt durchaus dem Zufall resp. inneren Vorgängen, die mit dem Schnitt und der Erregbarkeit der Schnittstelle zusammenhängen und die man niemals beherrschen kann. Wenn eine Anzahl solcher Uhrzeigerbewegungen gemacht worden sind, tritt Ruhe ein: die Uhrzeigerbewegung ist verschwunden und kehrt niemals mehr wieder. Wenn man den Frosch nach einer kurzen Pause mechanisch reizt, so macht er keine Uhrzeigerbewegung, sondern beschreibt einen grossen Manègekreis nach der gesunden Seite. Nach vierundzwanzig Stunden ist Alles verschwunden; der Frosch bewegt sich wieder geradlinig und ist von einem normalen Thiere kaum zu unterscheiden.

Fig. 14.



§. 3.

Einseitige Abtragung der Decke des Zweihügels.

Trägt man mit der Bajonettscheere die Decke des Zweihügels der einen Seite vorsichtig ab, so bleibt dieser Eingriff ohne weitere Folgen; selbst bei sehr gutem Willen habe ich keine Abweichung von dem geraden Wege sehen können.

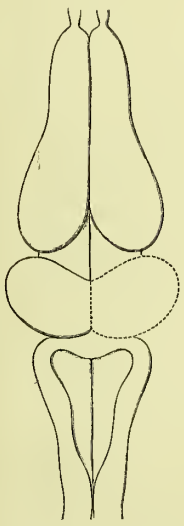
§. 4.

Einseitige Abtragung der Basis der Zweihügel.

Um diese Operation auszuführen, wird mit demselben Messer ein Schnitt geführt in der Trennungslinie zwischen Zweihügel und Nackenmark, ein zweiter zwischen Zweihügel und Sehhügel, ein dritter in

der Mittellinie zur Trennung der beiderseitigen Zweihügel. Der abgetragene Theil wird entfernt und man überzeugt sich durch den Augenschein, dass die projectirte Abtragung auch ausgeführt worden ist. Die Abtragung umfasst naturgemäss auch die Decke des Mittelhirns. Die Fig. 15 zeigt die Ausdehnung der Operation. Sowie man diesen Frosch auf den Tisch setzt, beginnt er mit grosser Heftigkeit eine Manègebewegung und zwar in der Richtung nach der gesunden Seite. Die Bewegung dauert eine Zeit lang, dann hört sie auf, offenbar in Folge der Ermüdung. Jetzt kann man beobachten, dass der Frosch auch eine Zwangsstellung aufweist, die sich wesentlich auf den Kopf bezieht. Derselbe ist nämlich nach der gesunden Seite hin etwas gesenkt und gedreht, steht gewissermaassen in Diagonalstellung. Wenn man den Frosch nach 24 Stunden aufsucht, so sieht man, wenn er isolirt in einem Topfe sich befunden hatte, weder die Zwangsstellung des Kopfes, noch macht er Manègebewegung; reizt man ihn aber mechanisch oder bringt ihn ins Wasser, so beginnt sogleich wieder die Manègebewegung in demselben Sinne wie Tags vorher, und kommt er wieder zur Ruhe, so erscheint auch die Zwangsstellung des Kopfes wieder.

Fig. 15.



Was die Bewegung im Wasser anbetrifft, so schwimmt er ebenfalls im Kreise herum; was aber sehr auffallend ist und bisher wenig beachtet wurde, ist die Thatsache, dass er vollkommen coordinirt schwimmt. Die Anomalie in der Bewegung besteht also nicht in der Form der Bewegung, sondern ausschliesslich in der Art der Bewegung, indem dieselbe Bewegungsform aus der geradlinigen in die krummlinige Richtung übergegangen ist.

In dieser Form erhält sich die Erscheinung unbeschränkte Zeit, sie ist also unvergänglich. Wir müssen deshalb genau unterscheiden, dass die Manègebewegung unmittelbar nach der Operation eine Reizungserscheinung und vergänglicher Natur ist; dass aber als Ausfallserscheinung ebenfalls eine Manègebewegung bleibt, welche aber nur auf einen äusseren Reiz zum Vorschein kommt. Auf diese letztere

Thatsache hat schon vor vielen Jahren Schiff aufmerksam gemacht, ohne jedoch, wie es scheint, damit genügendes Interesse erweckt zu haben. Aber diese Thatsache ist wichtig genug, um unsere volle Aufmerksamkeit in Anspruch zu nehmen.

Der Kreis der Manègebewegung ist ausserordentlich verschieden; er ist bald grösser, bald kleiner, ohne dass sich dafür vorläufig ein plausibler Grund angeben liesse.

Die eben beschriebenen Erscheinungen als Folgen der Abtragung der Basis eines *Lobus opticus* sind so constant, dass ich davon niemals eine Ausnahme gesehen habe, allerdings unter der Voraussetzung, dass der eine Lobus auch wirklich total entfernt worden ist. Man sollte diese Voraussetzung eigentlich für selbstverständlich halten und sie ist es auch, aber die That entspricht nicht immer dem Wunsche; denn man erreicht hier häufig nicht das, was man mit bestem Willen angestrebt hat. Damit hat es folgende Bewandtniss: Unter den in der angegebenen Weise operirten Fröschen findet man nicht selten solche, welche nicht Manègebewegung nach der unverletzten Seite machen, sondern mehr Neigung zur Bewegung nach der verletzten Seite zeigen und vor Allem dabei häufig Rollbewegungen nach der Seite der Verletzung machen. In der folgenden Zwangsstellung ist der Kopf auch nach der verletzten Seite geneigt; und das Alles, obgleich man fest überzeugt ist, den ganzen *Lobus opticus* der einen Seite entfernt zu haben.

Fig. 16.

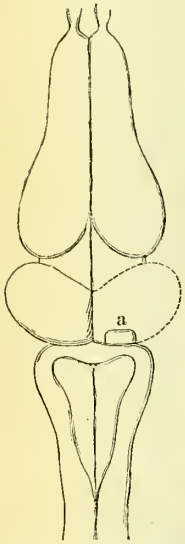


Fig. 17.

Wenn man diesen Frosch tödtet, den Kopf in Alkohol erhärtet und genau controlirt, was eigentlich von der Hirnmasse abgetragen worden ist, so findet man ausnahmslos, dass an der Basis ein kleines Stückchen des Mittelhirns stehen geblieben ist. Die Fig. 16 zeigt (schematisch) bei *a* den Rest der Mittelhirnbasis. Solche Irrthümer kommen vor trotz eines guten Messers und trotz der Ueberzeugung, dass man den Schnitt bis auf die Basis geführt hat; kurz, trotz der menschenmöglichsten Vorsicht. Der begangene Fehler scheint mir

daher zu rühren, dass das Messer, wenn man es bei der Schnittlegung horizontal von innen nach aussen zieht, über Hirnpartien wegstreifen kann, ohne sie zu durchschneiden. Um diesen Fehler möglichst zu vermeiden, habe ich das Messerchen, wie es Fig. 17 zeigt, anfertigen lassen; es ist die Hälfte des Messers von Fig. 6 und schneidet in halber Breite des Mittelhirns von oben nach unten in senkrechter Richtung. Die Resultate sind besser; nichtsdestoweniger muss auch hier, will man Täuschungen vermeiden, eine scharfe Controle der gemachten Verletzung gehandhabt werden.

§. 5.

Einseitige Abtragung des Kleinhirns.

Die Operation wird mit der Bajonettscheere ausgeführt; aber sie muss gewissermaassen mit noch mehr Sorgfalt behandelt werden, als die totale Abtragung des Kleinhirns, weil dort das Auftreten einer Zwangsbewegung sogleich die Verletzung der sehr empfindlichen Nachbarschaft aufdeckt, während hier, wo wir umgekehrt Zwangsbewegungen suchen, leicht dem Kleinhirn eine Zwangsbewegung zugesprochen werden kann, die thatsächlich der Nachbarschaft angehört.

In der That sieht man aber nach einseitiger Abtragung des Kleinhirns gar keine Abweichung von der geradlinigen Bewegung auftreten.

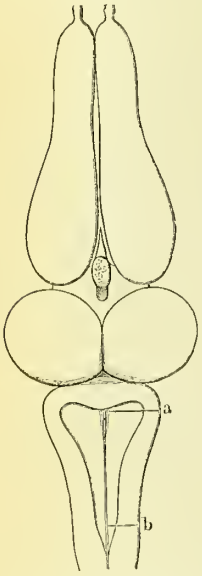
§. 6.

Einseitige Schnitte in das Nackenmark.

Man legt das Nackenmark in der oben beschriebenen Weise vollkommen bloss, sticht mit dem kleinen Messerchen aus Fig. 3 in die Mittellinie ein und führt senkrecht zur Axe den Schnitt nach aussen, wie er in Fig. 18 (a. f. S.) durch die Linie *a* angegeben ist. Fällt der Schnitt in den vorderen Theil des Nackenmarkes, doch nicht vor den hinteren Rand des Kleinhirns, so fühlt man schon während des Schnittes vielfache Muskelzuckungen. Setzt man den Frosch auf den Tisch, so

springt er mit grosser Kraft auffallend senkrecht in die Höhe und überschlägt sich beim Herunterkommen so auf die verwundete Seite, dass er in derselben Richtung um seine Axe rollt. Diese auffallenden Sprünge werden bis zur Ermüdung fortgesetzt. Kommt er auf diese Weise zur Ruhe, so sieht man ihn in einer Zwangsstellung, die ebenfalls besonders den Kopf betrifft, welcher nach der verwundeten Seite so stark gesenkt sein kann, dass das Auge der gesunden Seite fast senkrecht in die Höhe sieht. Dadurch ist auch der Schultergürtel der gesunden Seite hoch gestellt und mit ihm die Vorderextremität derselben Seite vollkommen gestreckt, auf welcher der Schultergürtel wie auf einer Säule ruht. Ob übrigens diese Stellung der Vorderextremität, wie es hier dargestellt ist, secundär oder ob sie primär ist, lässt sich nicht entscheiden. Nicht zu übersehen ist aber, dass auch die Hinterextremität derselben, also der gesunden Seite, öfter nicht geordnet am Körper anliegt, sondern mehr oder weniger und kürzere oder längere Zeit ausgestreckt daliegt, bis sie wieder in die normale Lage zurückkehrt. Bringt man ihn ins Wasser, so beginnt er zunächst eine Manègebahn um die gesunde Seite zu beschreiben, bis er plötzlich nach der verwundeten Seite umschlägt und um seine Axe rollt, oder aber er beginnt sogleich um seine Axe zu rollen und zwar ebenfalls in der Richtung der verwundeten Seite. Die Form der Bewegung im Wasser ist sehr verschieden, aber ausnahmslos tritt das Moment der Rollbewegung hervor. In dem Stadium der Manègebewegung, die oft in Stössen erfolgt, ist die Schwimmbewegung ebenfalls immer coordinirt, was besonders zu bemerken ist.

Fig. 18.



Ueberlässt man den Frosch, ebenfalls allein in einem Topfe, ungestörter Ruhe und sucht ihn nach 24 Stunden wieder auf, so findet man ihn in fast völlig normaler Haltung bis auf eine geringfügige Neigung des Kopfes nach der verletzten Seite, die flüchtiger Betrachtung leicht entgehen kann, aber im Uebrigen ist er vollkommen unbeweglich. Reizt man ihn mechanisch, so springt er

sogleich in die Höhe und schlägt beim Herunterkommen nach der verletzten Seite über, so dass er leicht auf den Rücken zu liegen kommt. Bringt man ihn ins Wasser, so macht er die beschriebenen Rollbewegungen in derselben Weise. Kommt er durch Ermüdung zur Ruhe, so sieht man ihn in derselben Zwangsstellung wie oben. Demnach wiederholt sich auch hier die Thatsache, dass die Bewegungen sogleich nach der Verwundung Reizungserscheinungen sind, dass die spätere Beobachtung aber die Ausfallserscheinungen rein hervortreten lässt. Solche Frösche sind in unverändertem Zustande bis sechs Wochen beobachtet worden; die Wunde war geheilt.

Legt man den Schnitt in den hintersten Theil der Rautengrube, wenig oberhalb der Spitze des *Calamus scriptorius*, etwa in die Linie *b* der Fig. 18, so sieht man keinerlei Störungen. Die Schnitte gehen bis auf den knöchernen Grund.

§. 7.

Einige Schlüsse aus den bisherigen Versuchen.

Es ergeben sich aus den bisher mitgetheilten Versuchen ganz direct eine Reihe von Schlüssen, die ihrer Wichtigkeit wegen hier gleich gezogen werden mögen. Dieselben sind die folgenden:

1) Zwangsbewegungen entstehen beim Frosche ausschliesslich nach asymmetrischen Verletzungen der Sehhügel, der Basis der Zweihügel und der vorderen Hälfte des Nackenmarkes.

2) Die Uhrzeigerbewegung nach Abtragung des Sehhügels ist vergänglich, daher eine Reizungserscheinung.

Hier befinden wir uns an jener Stelle, von der in der Einleitung gesprochen worden ist, dass nämlich gelegentlich einmal sogenannte Nebenwirkungen der Operation im Sinne von Wernicke und Goltz gerade zur Hauptwirkung werden können, ein Fall, dessen Wahrscheinlichkeit Goltz auch vorhergesehen hatte. Aus diesem Grunde habe ich oben die Bezeichnung „Nebenwirkung“ nicht annehmen können und dafür Reizungserscheinungen zu setzen vorgeschlagen.

3) Die Manège- und die Rollbewegung sind Ausfallserscheinungen, weil sie dauernd bestehen.

4) Die einseitige Zerstörung des Sehcentrums erzeugt keinerlei Zwangsbewegung, obgleich eine ganze Seite dieses Centrums mit einem Auge in Verbindung steht — die *Nn. optici* des Frosches sind total gekreuzt (Renzi, Blaschko).

5) Da die Frösche mit allen Formen der Zwangsbewegungen coordinirt zu schwimmen vermögen, wobei, soweit zu ersehen, sämmtliche Muskeln wie bei normaler Bewegung in Thätigkeit gerathen, so folgt daraus, dass nirgends eine periphere Lähmung oder tetanische Contraction vorhanden sein kann, sondern dass die Zwangsbewegungen, mögen sie als Reizungs- oder als Ausfallserscheinungen auftreten, durch centrale Störung der Innervation hervorgerufen sein müssen; ein Schluss von wesentlicher Bedeutung, der sich übrigens auch schon bei Schiff unter dem etwas misslichen Namen „centrale Lähmung“ vorfindet.

Diese Folgerung ist von Interesse, weil sie alle Erklärungsversuche der Zwangsbewegungen von der Hand weisen muss, die auf peripherer Lähmung oder auf einseitigen Convulsionen beruhen.

6) Die Zwangsbewegungen als Ausfallserscheinungen treten nur auf äussere Reize ein (ebenfalls schon von Schiff bemerkt). Daraus folgt, dass von einem inneren Triebe, einem inneren Zwange, wie Magendie sich vorgestellt hat, nicht die Rede sein könne, um daraus die anomale Bewegung abzuleiten. Es ist kein glücklicher Griff, wenn Vulpian diese Auffassung wiederholt, fast ein Menschenalter, nachdem schon Schiff deutlich genug die Unhaltbarkeit derselben nachgewiesen hatte. Daher ist eigentlich der Name Zwangsbewegung unrichtig, aber er hat sich so eingebürgert und Jedermann weiss so gut, was man darunter versteht, dass es besser ist, ihn beizubehalten; allerdings nur zu dem Zwecke, um damit den Complex eigenartiger Bewegungen zu bezeichnen unter Verzicht auf die Betonung ihres Entstehens.

§. 8.

Fortsetzung der Experimente.

Die Versuche über Zwangsbewegungen, die bisher mitgetheilt worden sind, habe ich viele Male, besser wohl sehr viele Male wieder-

holt; sie kehren stets mit demselben Resultat wieder, wenn die angegebenen Bedingungen genau eingehalten werden; Ausnahmen davon kommen, soweit solche nicht oben (S. 86) erwähnt worden sind, nicht vor. Unvereinbar damit sind andere Angaben von früheren Forschern, die sich namentlich auf die Richtung der Drehung, aber auch auf die Form der Zwangsbewegung, namentlich im Gebiete der Rollbewegungen beziehen. So z. B. hatte ich angegeben, die Uhrzeigerbewegung nach Abtragung des Sehhügels gehe nach der unverwundeten Seite; dagegen schreibt Flourens[1]): „J'ai retranché, sur une grenouille, la couche optique (Sehhügel) droite: la grenouille a tourné longtemps et irrésistiblement sur le côté droit.“ Also gerade das Gegentheil zu meiner Beobachtung. Ebenso Renzi[2]): „Una lesione profonda d'un talamo ottico induce nella rana un seguito di movimenti forzati in forma di circuiti. Il lato che guarda il centro dei circuiti è sempre il corrispondente alla lesione; dal qual lato anzi la rana sempre s'inclina.“ Also dieselbe Angabe wie bei Flourens und völlig im Widerspruch mit dem, was ich gesehen habe. Aber nicht genug dies; auch für die Basis der Zweihügel giebt Renzi an, dass nach einseitiger Verletzung derselben Manègebewegungen nach der verletzten Seite vorkommen, die im Wasser sogar in Rollbewegungen nach der verletzten Seite übergehen (l. c. 172). Endlich sah Baudelot nach einseitiger Verletzung des verlängerten Markes nicht allein Rollbewegungen, sondern auch Manègebewegungen nach der unverletzten Seite[3]).

Die Differenz gegen meine Angaben betreffen also nicht allein die Richtung der Zwangsbewegung, sondern auch deren Form, insofern als Zwangsbewegungen nach der verletzten Seite auf Verletzung der Seh- und Zweihügel vorkommen können, sowie Rollbewegungen nach Verletzung der Zweihügel und Manègebewegung nach Verletzung des Nackenmarkes; der Differenzen also genug. Wenn Autoren solche Angaben machen, so hat man kein Recht, daran zu zweifeln, dass sie derlei nicht sollten gesehen haben; wenn diese Autoren noch dazu Flourens und Renzi heissen, d. h. Autoren, welche auf diesem Gebiete zu den Berufensten gehören, so bleibt jeder Irrthum in im

[1]) L. cit. p. 51.
[2]) L. cit. p 164.
[3]) L. cit. p. 5.

Grunde genommen so einfachen Dingen ihrerseits völlig ausgeschlossen. Andererseits habe ich meine Versuche so häufig wiederholt und stets dasselbe Resultat gefunden, dass auch von meiner Seite ein Irrthum nicht begangen worden ist. Daraus folgt, dass zwischen den Versuchen jener Autoren und den meinigen ein Gebiet liegt, das bisher unbebaut geblieben ist und der Aufschliessung harrt; der Gewinn aus dieser Arbeit kann die Klärung aller differenten Angaben bringen.

Man bezeichnet im Allgemeinen das Froschhirn als so klein, dass man höchstens die innerhalb der anatomisch gegebenen Linien liegenden Hirntheile abzutragen wagt. Völlig ausgeschlossen erachtet man aber das methodische Eindringen in die einzelnen Hirnpartien, wobei naturgemäss von jenen Versuchen abzusehen ist, in denen ein Messer aufs Gerathewohl in einen Hirntheil eingestossen wird. Dass man indess durch methodische und genau controlirte Abtragungen von Hirnsubstanz auch innerhalb der einzelnen Hirntheile Erfolge erzielen kann, ist im ersten Capitel gezeigt worden. Ich hoffte deshalb hier ebenso durch einseitige Verletzungen innerhalb der Hirntheile selbst zu einem Resultate zu gelangen.

§. 9.

Einseitige Verletzungen verschiedener Hirntheile durch Schnitt.

Wenn irgendwo, so ist in dieser Reihe von Versuchen die allerschärfste Controle der gemachten Verletzung durch die folgende Autopsie (nach Erhärtung in Alkohol) nothwendig; es ist geradezu erstaunlich, welchen Irrthümern man ausgesetzt ist. So kann es vorkommen, dass man mit aller Sicherheit bis auf die Basis den Schnitt geführt zu haben überzeugt ist: die Autopsie lehrt gelegentlich, dass der Schnitt doch nicht alle Elemente bis zur Basis getrennt hat, wie auch schon oben erwähnt worden ist.

A. Schnitte im Bereiche der Sehhügel.

Führt man einen Schnitt (immer bis auf die Basis!) in der Trennungslinie zwischen Seh- und Zweihügel, entsprechend der Linie

a in Fig. 19, so ist der Erfolg genau derselbe wie jener nach totaler Abtragung des Sehhügels, d. h. Uhrzeigerbewegung nach der unverletzten Seite. Legt man den Schnitt mitten durch den Sehhügel senkrecht zur Längenaxe, entsprechend der Linie *b* derselben Figur, so erfolgt die Uhrzeigerbewegung nach derselben Seite, d. h. nach der Seite der Verletzung.

Die weiteren Vorgänge sind dieselben wie oben schon angegeben.

B. Schnitte im Bereiche der Zweihügel.

Ich werde mich hier vor der Hand an die Linien halten, welche schon oben in Fig. 12 für diesen Hirntheil fixirt worden sind. Legt man einen einseitigen Schnitt in die Linie *a* (s. Fig. 20), so sind die Folgen im Allgemeinen ähnlich, wie wenn man den Schnitt in die Grenzlinie von Seh- und Zweihügel gelegt hätte. Legt man den Schnitt in die Linie *b*, so bekommt man Manègebewegung nach der unverletzten Seite, wie bei totaler Abtragung des Zweihügels. Dasselbe Resultat hat ein Schnitt in der Linie *c* resp. auf der Grenze vom Zweihügel und Nackenmark.

Fig. 19.

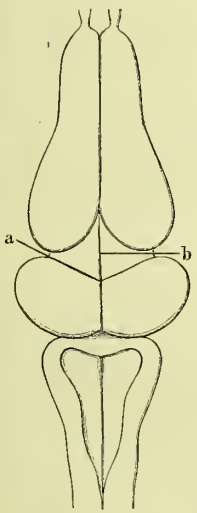
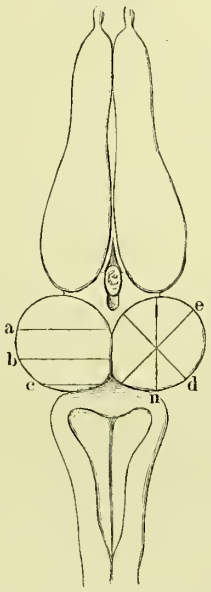


Fig. 20.



Bis hierher haben wir keine weitere Aufklärung bekommen. Legt man einen Schnitt in die Diagonale, der Figur nach in die Linie *d*, so sieht man zunächst unmittelbar nach der Operation den Frosch sich abwechselnd nach der einen und nach der anderen Seite drehen. Der Kopf selbst ist in der Richtung nach der verwundeten Seite so verbogen, dass das Auge der lädirten Seite tiefer steht. Eine Gesetzmässigkeit in der Richtung der Bewegung ist vorläufig nicht vorhanden, d. h. wir haben es offenbar mit einer complicirten Reizwirkung

zu thun. Wenn man den Frosch aber 24 Stunden sich selbst überlässt, so macht er nunmehr ausnahmslos auf Reiz Manègebewegungen nach der verletzten Seite, wobei häufig eine Tendenz zum Umschlagen auf den Rücken bemerkbar ist. Setzt man den Frosch ins Wasser, so schwimmt er zunächst Manège nach der verletzten Seite, geht aber nach kürzerer oder längerer Zeit in Rollbewegungen um die verletzte Seite über oder aber er macht diese Rollbewegungen von vornherein und geht später in Manège über, aber beide Bewegungen regelmässig in der Richtung nach der verletzten Seite.

Man kann die Möglichkeit, dass es sich bei dem Diagonalschnitt um Mitverletzung des benachbarten Nackenmarkes handelt, dessen Verwundung im Allgemeinen Rollbewegungen giebt, völlig ausschliessen, einmal dadurch, dass man die knöcherne Schädeldecke soweit stehen lässt, dass man mit dem Messer gar nicht an das Nackenmark kommen kann; viel beweisender ist aber weiter die Thatsache, dass Verletzung gerade der dem Zweihügel benachbarten Partie des Nackenmarkes niemals Rollbewegungen giebt, worüber später noch mehr.

Das ist nunmehr offenbar der Fall, den Renzi gesehen, aber nicht genügend präcisirt hat. Wir wissen nunmehr ganz genau, an welcher Stelle wir diesen Renzi'schen Versuch sowie jenen von Flourens zu suchen haben werden.

Dagegen habe ich mich vergeblich bemüht, diese Manègebewegung nach der verletzten Seite von der ihr folgenden Rollbewegung zu trennen. Es scheint daraus hervorzugehen, dass dieser Zusammenhang entweder in der hier vorhandenen Organisation gegeben ist oder aber, dass vielleicht Schnitte derselben Richtung bis in verschiedene Tiefen geführt zu dem angestrebten Resultate führen.

Die Autopsie hat für letztere Möglichkeit keine greifbaren Anhaltspunkte geboten, doch könnte es nützlich sein, die Untersuchung nach dieser Richtung später wieder einmal aufzunehmen.

Legt man einen Schnitt in die andere Diagonale, in die Linie *e*, so ist diese Verletzung wieder von Manège nach der gesunden Seite gefolgt.

Nunmehr bleibt nur noch eine Schnittrichtung möglich, nämlich parallel der Körperaxe, z. B. in der Linie *n*; das Resultat ist ebenso überraschend als bedeutungsvoll. Kurz nach der Operation

macht der Frosch Manègebewegung nach der gesunden Seite hin in ziemlich grossem Kreise; nach 24 Stunden aber ist Alles verschwunden, die Bewegungen erscheinen völlig normal, wie wenn sie einem gesunden Frosche angehören würden. Beobachtet man nicht direct nach der Operation, sondern erst später, so kommt man leicht zu der Anschauung, dass dieser Schnitt gar keine Zwangsbewegung erzeugt. Man kann den Schnitt in beliebige Entfernung von der Mittellinie legen; ist nur dafür gesorgt, dass er parallel zur Axe bleibt, so ist die Wirkung dieselbe.

C. Schnitte im Bereiche des Nackenmarkes.

Ueber die Folgen einseitiger Verletzungen im Nackenmark herrscht unter den Autoren im Allgemeinen Uebereinstimmung: man erhält Rollbewegung nach der verletzten Seite, wie auch meinen obigen Versuchen entspricht. Nichtsdestoweniger kann man hier doch ganz reine Manègebewegung zu sehen bekommen, wenn man direct auf das Kleinhirn einschneidet. Diese Verwundung giebt dauernde Manège nach der unverletzten Seite, die wir dem Nackenmark zuschreiben müssen, da der Theil, welcher unter dem Kleinhirn liegt, nach der landläufigen Anatomie zweifellos dem Nackenmark angehört. Das ist der Punkt, auf den ich oben verwiesen hatte, dass gerade die dem Zweihügel benachbarte Partie des Rückenmarkes gar keine Rollbewegung giebt, und das ist wohl auch die Stelle, die Baudelot im Auge gehabt hatte, um so wahrscheinlicher, als man mit dem Schnitte bis dicht an den hinteren Rand des Kleinhirns rücken kann.

Damit wäre hier die Untersuchung beendet, wenn sich meine Aufmerksamkeit nicht schon seit längerer Zeit folgender Thatsache zugewendet hätte: Die Rollbewegungen, die man nach Verletzung des Nackenmarkes sieht, zeigen im Wasser zwei ganz verschiedene Typen; der eine Typus ist der, dass der Frosch, sobald er ins Wasser gesetzt wird, zunächst gewöhnlich in einem oder mehreren Stössen einen regelrechten Manègebogen nach der unverletzten Seite beschreibt, am Ende dieses Stosses schlägt er dann um und rollt einmal um die verwundete Seite, rafft sich danach auf, setzt seine Manègebewegung in der alten Richtung wieder fort, schlägt wieder einmal um u. s. f. Der

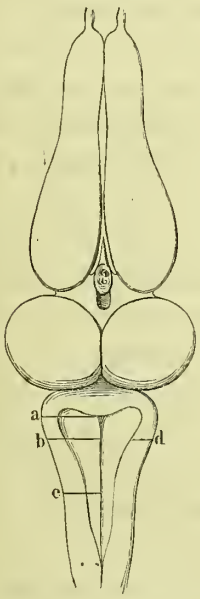
Frosch beschreibt also in der That einen regelmässigen Manègekreis, innerhalb dessen er wiederholt um die verwundete Seite rollt, so dass er thatsächlich zwei gesonderte Bewegungen ausführt, welche nach entgegengesetzter Richtung stattfinden. Der andere Typus ist der, dass der Frosch beim Eintritt ins Wasser sogleich die Rollbewegung beginnt und mit grosser Geschwindigkeit ohne Unterbrechung bis zu völliger Ermüdung fortsetzt; eine translatorische Bewegung findet hierbei zwar auch statt, aber man kann nicht mit Sicherheit angeben, ob der Weg irgend einer regelmässigen Curve entspricht. Wenn man von allen anderen Bewegungen absieht und wesentlich nur die Rollbewegung im Auge behält, so kann man die erste Form als periodische, die andere als continuirliche Rollbewegung bezeichnen.

Auf diesen Unterschied in der Rollbewegung ist meines Wissens bisher noch nicht aufmerksam gemacht worden. Nach meinen bisherigen Erfahrungen schien es mir wahrscheinlich, dass diese beiden Typen ihre Entstehung zwei ganz verschiedenen Verwundungen verdanken müssen. Auch anderweitige Ueberlegungen veranlassten mich, diese Verhältnisse näher zu studiren.

Die nächste Aufgabe war, die Schnitte, welche durch das halbe Nackenmark gehen, in verschiedener Höhe desselben anzulegen. Man operirt wieder bei völlig klarem Object und controlirt die Schnitte durch die Autopsie. Da hier keine anatomischen Linien vorhanden sind, so mussten wieder solche Linien fixirt werden. Es wurde eine Linie gezogen hinter dem Kleinhirn, eine zweite von da auf halbem Wege bis zur Spitze der Schreibfeder und eine dritte ein wenig oberhalb der letzteren Stelle. Um kurz zu sein, bemerke ich, dass diese Schnitte keine constanten Resultate geben, vor allen Dingen traf ich nirgends auf die continuirliche Rollbewegung, die ich eigentlich am meisten gesucht hatte. Die Erfolglosigkeit meiner Bemühungen schien durch die immerhin grosse Unsicherheit der fixirten Schnittlinien verschuldet zu sein. Aber ich hatte doch dabei beobachtet, dass öfters Exemplare, deren Auge vollkommen starr war, regelmässige Anomalien zeigten. Das war offenbar die Gegend, wo der *N. trigeminus* passirt, und diesen Punkt konnte man als festen Ausgangspunkt wählen. Bezeichnet man diesen Punkt als *Regio trigeminalis*, so heisst die darüber liegende Abtheilung *Regio supratrigeminalis* und die darunter

gelegene *Regio subtrigeminalis*. In der Fig. 21 sind diese drei Stellen mit *a*, *b*, *c* bezeichnet. Der Schnitt in der *Regio supratrigeminalis*, der dicht hinter das Kleinhirn fällt, giebt bei mittelgrossen Fröschen immer nur Manègebewegung nach der unverletzten Seite. Der Schnitt in der *Regio trigeminalis* giebt neben Starre des Auges regelmässig periodische Rollbewegung in dem oben entwickelten Sinne. Die Breite dieser Region erstreckt sich etwas weiter nach unten, denn dieselbe Rollbewegung tritt noch auf, wenn die Störungen am Auge öfter nur geringe sind. In der *Regio subtrigeminalis* beobachtet man wieder eine Manègebewegung nach der verletzten Seite, aber der Frosch hat die Tendenz, fast auf der Kante der gesunden Seite zu schwimmen und hat eine grosse Toleranz gegen die Rückenlage (im Wasser).

Fig. 21.



Damit haben wir endlich wenigstens den Punkt gefunden, von dem aus sicher und regelmässig die periodische Rollbewegung einzuleiten ist. Aber wo bleibt die andere Form der Rollbewegung? Bis hierher haben wir sie vergeblich gesucht.

Es wird offenbar nöthig sein, den Versuch zu wagen, sich auf noch kleinere Schnitte zu beschränken. Da fällt immer der starke Wall auf, welcher das Nackenmark des Frosches seiner ganzen Länge nach zu beiden Seiten begrenzt; jenen Wall, an dem ich, schon früher in seiner Nähe operirend, gelegentlich unliebsame Erfahrungen gemacht hatte. Ich setzte mir nun vor, ihn an denselben drei Stellen isolirt zu durchschneiden. Führt man den Schnitt in der *Regio supra-* oder *subtrigeminalis*, so sieht man danach keine Störung; legt man ihn aber in die *Regio trigeminalis* selbst (s. Fig. 21 *d*), so hat man endlich die lange gesuchte continuirliche Rollbewegung und zwar in der vollendetsten Form, die sich denken lässt: das Auge ist normal, die Störung ist wochenlang beobachtet worden. Der Versuch zählt jetzt für mich zu den leichtesten und sichersten des ganzen Gebietes.

§. 10.

Folgerungen aus den letzten Versuchen.

Die Folgerungen, zu denen wir auf Grund der letzten Versuchsreihe gelangen, sind folgende:

1. Wir haben es in der Hand, jede beliebige sogenannte Zwangsbewegung zu erzeugen, d. h. wir beherrschen alle Bedingungen, welche Zwangsbewegungen hervorrufen. Wir können also erzeugen:

a) Uhrzeigerbewegung nach der verletzten und unverletzten Seite; beide sind Reizungserscheinungen, also vergänglich und gehören ausschlicsslich dem Gebiete der Sehhügel an, welche in verschiedener Weise verletzt werden müssen, um die eine oder die andere Richtung zu erzeugen [ähnliche Aufklärung hatte auch schon Schiff (l. c. S. 343) für die Säugethiere gebracht].

b) Manègebewegung nach der unverletzten und der verletzten Seite; beide sind Ausfallserscheinungen und gehören sowohl dem Gebiete der Zweihügel als dem Nackenmark an. Beide können sich mit Rollbewegungen verbinden. Wenn dies der Fall ist, so erfolgt die Rollbewegung in dem einen Falle nach derselben Seite wie die Manègebewegung, in dem anderen Falle erfolgt sie nach der entgegengesetzten Seite.

Der erste Fall scheint ausschliesslich dem Zweihügel, der andere dem Nackenmark anzugehören.

c) Rollbewegung nach der verletzten Seite; sie ist eine Ausfallserscheinung und gehört dem Nackenmark sowie dem Zweihügel an. Dagegen fehlt die Rollbewegung nach der unverletzten Seite. Wie es scheint, existirt diese Combination überhaupt nicht oder sie ist wenigstens für unsere bisherige Methode nicht erreichbar.

2. Während im Gebiete der Zweihügel sowohl die totale einseitige Abtragung, sowie sämmtliche Transversal- und Diagonalschnitte dauernde Zwangsbewegungen geben (welche Form ist gleichgültig), geben höchst auffallender Weise Parallelschnitte nur vorübergehende

Zwangsbewegungen. Wie lässt sich dieser auffallende Unterschied erklären?

Welche Erklärung man den Zwangsbewegungen auch geben mag, man wird immer darauf fussen müssen, dass das Hirncentrum als einziges Bewegungscentrum diese Bewegungen ausführen muss. Handelt es sich, wie in unserem Falle, um die Beurtheilung von Theilen, die oberhalb dieses Centrums liegen, so kann man jede Beschädigung seiner centrifugalen Bahnen als ausgeschlossen erachten. Auf der anderen Seite aber müssen dem Centrum genügend sensible Reize zugeleitet werden. Werden ihm diese Quellen vollständig abgeschnitten, so müsste das Centrum unthätig werden, oder werden sie ihm sämmtlich nur einseitig abgeschnitten, so würde das Centrum dauernd nach der einen Seite hin thätig sein. Werden ihm aber nur eine Anzahl dieser Quellen abgeschnitten, so kann das Centrum annähernd normal functioniren, und bei einseitiger partieller Eliminirung der Reize kann man sich vorstellen, dass sich in kürzerer oder längerer Zeit der alte Gleichgewichtszustand wieder herstellt, so dass die einseitige Störung nur vorübergehend ist. Wenn wir durch die Zweihügel Transversal- oder Diagonalschnitte legen, so werden offenbar immer sämmtliche Elemente des Zweihügels durchschnitten; legen wir aber Parallelschnitte an, so wird nur ein Theil der Fasern des Zweihügels zerstört, ein anderer Theil aber bleibt in Function, wodurch sich dieser auf den ersten Anblick so frappirende Unterschied zwischen den beiden Schnittgruppen einfach erklärt.

Dieses Verhältniss ist für uns aber von sehr grossem Interesse aus folgendem Grunde: Der Transversalschnitt durch den Zweihügel trifft dort nicht allein relativ sämmtliche dem Hirncentrum zufliessende sensible Fasern, sondern sogar absolut alle sensiblen Fasern (mit Ausnahme der nachweisbar sehr wenigen Fasern, die vom Kleinhirn zum Hirncentrum gelangen und ebenso der Fasern, welche den Kopfbewegungen vorstehen). Das ist aber genau derselbe Schluss, zu dem wir oben auf ganz anderem Wege gelangt sind, nämlich dass die Basis der Zweihügel den grössten Theil aller der dem Hirncentrum unterstehenden sensiblen Bahnen enthält, wodurch dieser Hirntheil so ausserordentliche Bedeutung erhält und worin er sich von dem Sehhügelsystem, das wir ebenfalls als sensibel bezeichnet hatten, wesentlich unterscheidet.

3. Die Manègebewegungen nach der unverletzten oder jene nach der verletzten Seite zeigen einen charakteristischen Unterschied, der darin besteht, dass der Manègekreis im zweiten Falle regelmässig viel kleiner ist, als in dem anderen Falle, vorausgesetzt, dass die Beobachtung an dem nicht ermüdeten Thiere geschieht. Der Kreis im zweiten Falle ist häufig sogar von solchen Dimensionen, dass man die ganze Bewegung als Uhrzeigerbewegung aufzufassen geneigt sein könnte, aber die dazwischen wieder auftretende translatorische Bewegung lässt eine solche Auffassung nicht zu, sondern lehrt, dass der Manègekreis in diesem Falle eben sehr klein ist. Ein zweiter Unterschied ist darin gegeben, dass die Manègebewegung nach der verwundeten Seite häufig in Rollbewegung nach derselben Seite übergeht. Daraus leitet sich endlich noch der Unterschied ab, dass die Rollbewegungen, welche vom Zweihügel oder vom Nackenmark ausgehen, obgleich sie nach derselben Richtung erfolgen, doch von einander zu unterscheiden sind dadurch, dass die erstere mit der Manègebewegung nach derselben Seite wechseln kann; die letztere, wenn sie periodisch ist, mit einer Manègebewegung nach der entgegengesetzten Seite, wenn sie continuirlich ist, ohne jede Manègebewegung verläuft.

4. Es fehlt trotz vollständiger einseitiger Transversalschnitte bis in die Gegend des Athmungscentrums hin dem Froschhirn jede Erscheinung, welche sich der Hemiplegie des Menschen an die Seite stellen liesse. Es wird deshalb wahrscheinlich, dass eine solche Störung unter den angeführten Bedingungen beim Frosch überhaupt nicht vorkommen kann, aus Gründen, die aus den theoretischen Erörterungen im ersten Capitel sich leicht ableiten lassen. In Uebereinstimmung hiermit bemerkt Cl. Bernard (t. I, p. 408): „Quant à l'hémiplégie invoquée, je ne l'ai jamais rencontrée chez les animaux et je ne sache pas que personne l'ait jamais vue. J'ai consulté à cet égard plusieurs vétérinaires éminents; tous avaient observé fréquemment des paraplégies chez les animaux mais jamais une hémiplégie réelle."

Indem ich die Versuchsreihe vorläufig hier schliesse, hoffe ich jene Zweifel beseitigt zu haben, welche bisher auf diesem Gebiete vorhanden waren, sowohl in Hinsicht des Hirnpunktes, der verletzt sein musste, um eine bestimmte Zwangsbewegung zu erzeugen, als auch über die Richtung, in welcher die anomale Bewegung erfolgt.

§. 11.

Man combinirt einen asymmetrischen Schnitt mit einer symmetrischen Abtragung von Theilen, welche vor jenem Schnitte liegen.

Es ist vielfach untersucht worden, wie tief ins Nackenmark man hinabsteigen muss, damit trotz asymmetrischer Verletzung die Zwangsbewegungen ausbleiben. Man kann aber auch die Frage zu beantworten versuchen, wie viel an Gehirnsubstanz muss man durch von vorn nach hinten fortschreitende symmetrische Abtragung zerstören, um trotz folgender asymmetrischer Verwundung die Zwangsbewegungen verschwinden zu sehen? Der Sinn dieser Frage ist der, dass offenbar die Zwangsbewegungen dann aufhören werden, wenn man mit den symmetrischen Abtragungen so weit fortgeschritten ist, dass man den centralen Herd, von dem sie ausgehen, zerstört hat; eine Angelegenheit, die für uns von grösster Bedeutung ist.

Diese Versuchsreihe wird am besten so angestellt, dass man irgend einen einseitigen Schnitt in das Mittelhirn macht, darauf die eingetretene Zwangsbewegung prüft, nun von vornher gewisse Hirntheile symmetrisch abträgt und darauf untersucht, was aus der Zwangsbewegung geworden ist. Ich werde daher von der asymmetrischen Verletzung als etwas Selbstverständlichem dabei gar nicht reden, sondern nur die symmetrische Hirnabtragung nennen.

Dass alle Formen von Zwangsbewegungen noch vorhanden sind, wenn man das Grosshirn beiderseits abgetragen hat, folgt schon aus den früheren Versuchen. Trägt man die Sehhügel ab, so kann man natürlich keine Uhrzeigerbewegung herstellen, weil dieselben, wie oben bemerkt, ausschliesslich durch einseitige Verletzung der Sehhügel selbst entstehen. Aber Manège- und Rollbewegungen treten bei den entsprechenden unilateralen Verletzungen in derselben Weise wie vorher auf.

Die nächsten Versuche haben mich viele Zeit aufgehalten und doch waren die Resultate höchst mangelhaft und unsicher, so lange ich nach der alten Methode arbeitete. Die Sache stand häufig so.

dass ich an der stricten Beantwortung der vorgelegten Frage vollkommen zweifelte. Seitdem ich mich aber der neuen Methode bedicne, sind die Schwierigkeiten gehoben und das Resultat fällt so klar aus, wie bei den anderen Versuchen.

Wir haben hier die Frage zu beantworten, ob nach Abtragung der Zweihügelbasis durch unilateralc Verletzung des Nackenmarkes noch eine Zwangsbewegung entsteht oder nicht. Diese Frage ist eigentlich schon oben (S. 37) beantwortet worden, wo nämlich darüber geklagt worden ist, dass selbst nach anscheinend gut gelungener symmetrischer Abtragung der Zweihügel einzelne Frösche, wenn sie ins Wasser gesetzt worden sind, deutliche Manègebewegungen machen. Ich pflegte mir dabei vorzustellen, dass ein kleines Stückchen vom Zweihügel der einen Seite stehen geblieben sei, aber die Autopsie bot hierfür keinen Anhalt; es kann aber auch sein, dass vom Nackenmark auf der einen Seite etwas mehr abgetragen worden ist als auf dcr anderen Seite und das halte ich auch für die wahre Ursache dieser Zwangsbewegungen. Wenn das richtig ist, so folgt schon daraus, dass nach Abtragung der Zweihügel eine auch nur geringfügige einseitige Verletzung des Nackenmarkes noch Manègebewegung giebt. Aber überzeugend ist diese Beobachtung nicht. Man kann der ganzen Calamität einfach aus dem Wege gehen, wenn man die viel markirtere Rollbewegung zu produciren sucht, welche sehr leicht in der oben angegebenen Weise zu erhalten ist.

Zu dem Ende durchschneidet man auf der einen Seite den Wall dcr Rautcngrube in der *Regio trigeminalis*, überzeugt sich von der Rollbewegung und trägt nunmehr beiderseits die Zweihügel ab. Jetzt sicht man häufig den Frosch gleich nach der Operation heftige Sprünge machen, wobei er leicht um die verwundete Seite auf den Rücken rollt. Untersucht man ihn nach 24 Stunden, indem man ihn gleich ins Wasser setzt, so überzeugt man sich, dass er jetzt ebenfalls noch Rollbewegungen macht, die sich von den früheren nur insoweit unterscheiden, was übrigens auch von den Manègebewegungen gilt, dass sie weniger mächtig sind, dass sie immer nur im Zustande ungenügender Coordination ausgeführt werden, wodurch aber für die oberflächliche Betrachtung dem Charakter dieser Bewegungen nichts genommen ist. Das ist aber Alles ohne Belang. Wird auch der vorderstc Theil

des Nackenmarkes abgetragen, so hören alle Zwangsbewegungen auf. Uebrigens berichtet auch Eckhard neuestens (seine Beiträge zur Anatomie und Physiologie, 1883, S. 124) von ähnlichen Erfolgen.

Die Antwort auf die obige Frage lautet demnach: So lange die vorderste Abtheilung des Nackenmarkes, die *Pars commissuralis*, erhalten ist, kann man durch passend im Nackenmark angebrachte einseitige Verletzungen Zwangsbewegungen erzeugen, die aber verschwinden, wenn auch jener Hirntheil abgetragen wird. Daraus folgt, dass in jenem Theile des Nackenmarkes ein allgemeines Bewegungscentrum liegen muss.

So einfach das Resultat dieser Versuchsreihe aussieht, so kann ich die Bemerkung nicht unterdrücken, dass es eine der schwersten Aufgaben des ganzen Gebietes war, hier wirklich überzeugende Resultate zu erhalten. Und um so schwieriger, als ich darauf ausgegangen war, einen Fund zu machen, der mich berechtigen sollte, in die Basis des Mittelhirns ein weiteres Bewegungscentrum verlegen zu dürfen, denn die Wichtigkeit dieses Hirntheiles für die Bewegung tritt dem Experimentator von allen Seiten entgegen. Der Leser wird verstehen, dass es unter diesen Voraussetzungen sehr präciser Versuche bedurfte, um mich von jener sehr lange festgehaltenen Ansicht zu bekehren. Mir erscheint diese Versuchsreihe entscheidend für die Auffassung, dass in der Mittelhirnbasis kein weiteres Bewegungscentrum liegen kann, sondern dass unser Hirncentrum im Nackenmark das einzige Bewegungscentrum des Gehirns ist (vergl. S. 51).

Zweiter Theil.

Theorie der Zwangsbewegungen.

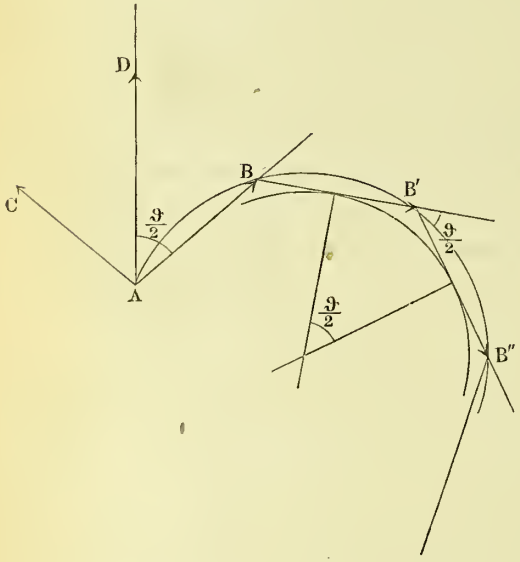
Die Ueberlegung, dass die Bewegungen, welche von den lebenden Wesen erzeugt werden, in letzter Instanz denselben Gesetzen folgen müssen wie jene, welchen die leblosen Objecte unterliegen, führten dazu, die Zwangsbewegungen nach den dort üblichen Methoden zu analysiren. Das Resultat dieser Analyse bildet den Inhalt der folgenden Blätter.

§. 1.

Die Manègebewegung.

Es sei gegeben ein in der Ebene gelegener materieller Punkt A, dem durch irgend eine Kraft, z. B. eine Stosskraft, eine Geschwindigkeit ertheilt wurde, die ihrer Richtung und Grösse nach durch die Linie AD ausgedrückt sei (s. Fig. 22). Diese Bewegung lässt sich nach dem Parallelogramm der Kräfte in zwei Componenten zerlegen, von denen wir der Einfachheit halber festsetzen wollen, dass sie einander gleich sein mögen [1]); dann ist das entstehende Parallelogramm ein gleichseitiges. Im Uebrigen ist dasselbe aber völlig unbestimmt, so lange der

Fig. 22.



[1]) Es würden übrigens, wie wir an einer späteren Stelle zeigen werden, alle die folgenden Betrachtungen auch bei der Zerlegung in zwei ungleiche Componenten im Wesentlichen bestehen bleiben.

Winkel nicht bekannt ist, unter welchem die beiden Componenten gegen einander wirken. Aber soviel ist gewiss, dass die Resultante AD diesen Winkel, den wir ϑ nennen wollen, halbiren muss. Die Natur der hier zu lösenden Aufgabe gewährt uns den Vortheil, den Winkel vor der Hand noch unbestimmt lassen zu können, d. h. wir können jeden beliebigen Winkel wählen, der grösser als Null und kleiner als $2R$ ist. Nehmen wir ϑ gleich einem stumpfen Winkel, so ist das Parallelogramm ein Rhombus, dessen zwei gleiche vom Punkte A ausgehende Seiten AC und AB heissen mögen. Wenn wir jetzt eine dieser beiden Componenten; z. B. die Componente AC vernichten, so wird der Punkt A nunmehr statt in der Richtung AD in jener von AB sich bewegen und nach einer bestimmten Zeit 1 im Punkte B angekommen sein. Die Abweichung von seinem ursprünglichen Wege AD ist gemessen durch den Winkel $\frac{\vartheta}{2}$, welcher deshalb der Abweichungs- oder Deviationswinkel heissen möge. Wenn sich derselbe Vorgang wie eben in A in B wiederholt, so wird der bewegte Punkt von seiner geradlinigen Bewegung wieder um $\frac{\vartheta}{2}$ abgelenkt und wir finden ihn nach einer Zeit 2 im Punkte B^{I} wieder. Wiederholt sich dieser Vorgang nochmals, so finden wir den Punkt nach einer Zeit 3 wieder um $\frac{\vartheta}{2}$ abgelenkt in B^{II} angekommen, der jedenfalls auf der Peripherie desjenigen Kreises sich befinden muss, den man durch die drei vorherigen Punkte A, B, B^{I} legen kann. Wiederholt sich die Bewegung unter denselben Bedingungen, so wird der Punkt in gleichen Zeiträumen in ferneren Punkten B^{III}, B^{IV} u. s. f. anlangen, die alle auf derselben Peripherie liegen müssen. Je zwei der Verbindungslinien AB, BB^{I}, $B^{\text{I}}B^{\text{II}}$ u. s. w. bilden immer denselben Winkel $\frac{\vartheta}{2}$ mit einander, welcher der Contingenzwinkel zweier aufeinander folgender Tangenten zu dem erwähnten Kreise ist.

Hierbei sind drei wesentlich verschiedene Fälle möglich; ist nämlich $\frac{\vartheta}{2}$ so beschaffen, dass

1) $\frac{2\pi}{\frac{\vartheta}{2}} = \frac{4\pi}{\vartheta} = \lambda$ eine ganze Zahl, etwa $= n$ ist, so wird

der Punkt A nach einem Umgange von n Stössen zu seinem Ausgangspunkte zurückkehren. Es wird nämlich ein regelmässiges n-Eck entstehen müssen, wobei jeder Aussenwinkel $\frac{\vartheta}{2}$ und ihre Summe $= 4R$ ist. Ist

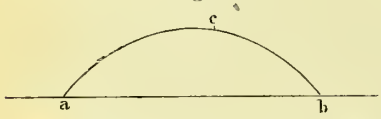
2) $\frac{4\pi}{\vartheta} = \lambda = \frac{p}{q}$ gleich einem rationalen Bruche, so wird der Punkt A nach q Umläufen, also in pq Stössen zu seinem Ausgangspunkte zurückkehren. Ist

3) $\frac{4\pi}{\vartheta} = \lambda$ irrational, so wird der Punkt A erst nach unendlich vielen Umläufen zu seinem Ausgangspunkte zurückkehren.

Handelt es sich nun um den ersten Fall, so wird man stets bei gegebenem Winkel $\frac{\vartheta}{2}$ die Zahl n finden können, welche angiebt, wie oft der Bewegungsvorgang sich wiederholen muss, bis ein Umlauf vollendet ist, nämlich $n = \frac{2\pi}{\frac{\vartheta}{2}}$ und umgekehrt kann man immer den Winkel $\frac{\vartheta}{2}$ finden, wenn man n a priori kennt [1]).

Gehen wir mit diesen Vorkenntnissen zu den Bewegungen des Frosches über, so beobachtet man leicht, dass die Bahn, welche der springende Frosch beschreibt, etwa die in Fig. 23 ist: ab sei die Sprungweite, gemessen in der Horizontalen, acb die Sprungbahn mit ac als aufsteigendem und cb als absteigendem Theile. Man erkennt ohne Mühe, dass diese Bahn nahezu zusammenfällt mit der des schiefen Wurfes, d. h. also eine Parabel ist, deren Entstehung hier die gleiche ist wie dort; denn auch hier wirkt ausser der Schwerkraft nur noch die durch die Muskeln erzeugte Stosskraft, welche dem Frosche eine der Grösse und Richtung nach bestimmte Anfangsgeschwindigkeit ertheilt.

Fig. 23.

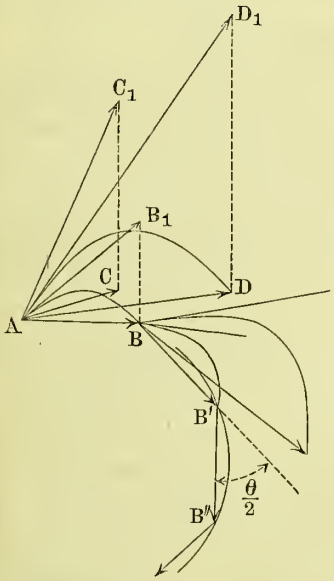


Legen wir durch die Richtung der Anfangsgeschwindigkeit (siehe Fig. 24) AD_1 eine Verticalebene AD_1D und eine zu derselben senk-

[1]) Es ist selbstverständlich, dass zu denselben Resultaten die Anschauung des in das Polygon eingeschriebenen Kreises führen muss, wobei ebenfalls die oben angeführten drei Fälle zu unterschieden sein werden. Vergl. Fig. 22.

recht stehende Ebene $C_1 A B_1$; zerlegen wir innerhalb der letzteren die Anfangsgeschwindigkeit in zwei Componenten AB_1 und AC_1, welche einander gleich sind und unter gleichem Winkel von der Resultante AD_1 abweichen; projiciren wir nun die Anfangsgeschwindigkeit mit ihren beiden Componenten auf die Horizontalebene, so werden die Projectionen AB und AC der Componenten AB_1 und AC_1 ihrerseits Componenten der Projection AD der Anfangsgeschwindigkeit sein, welche jedenfalls einander gleich sind und mit AD gleiche Winkel einschliessen. Vernichten wir eine der Componenten der Anfangsgeschwindigkeit, z. B. AC_1, so wird zu gleicher Zeit ihre Projection AC vernichtet und wir stehen dann vor demselben Problem, das wir oben schon gelöst haben. Wir erhalten nämlich eine neue, unter einem gewissen Winkel $\frac{\theta'}{2}$ gerichtete Anfangsgeschwindigkeit, deren Projection mit der Projection der Anfangsgeschwindigkeit einen Winkel $\frac{\theta}{2}$ bildet.

Fig. 24.



Lassen wir ausser der Anfangsgeschwindigkeit noch die Schwere wirken, so wird eine Parabel entstehen, deren Projection mit der Projection der Anfangsgeschwindigkeit zusammenfällt. Bezeichnen wir den Durchschnittspunkt der Parabel mit der Horizontalebene mit B. Wiederholt sich dieser Process von dem Punkte B aus unter denselben Bedingungen wie früher von A ausgehend, so wird die neu entstandene Parabel die Horizontalebene in B' treffen, so dass BB' wie AB denselben Winkel $\frac{\theta}{2}$ einschliesst.

Anstatt aber den Zusammenhang zwischen den auf einander folgenden Anfangsgeschwindigkeiten im Raume zu studiren, werden wir nunmehr bloss die Projectionen der entsprechenden Parabeln betrachten.

Stellen wir uns vor, dass bei den auf einander folgenden Sprüngen des Frosches jedesmal die eine Componente der Anfangsgeschwindigkeit vernichtet bleibt, so werden die Projectionen seiner Bahnen in der Horizontalebene genau denselben Bedingungen unterworfen sein, wie wir sie oben für den Punkt A entwickelt haben. Er wird nämlich jedenfalls immer in Punkten A, B, B', B'' u. s. w. der Peripherie eines und desselben Kreises auf die Horizontalebene anlangen, so oft sich die Sprünge auch wiederholen mögen, und es wären nur noch die obigen Fälle in Bezug auf $\frac{4\pi}{\theta} = \lambda$ zu unterscheiden.

Es kommt jetzt Alles darauf an, den Frosch unter diesen immer gleich bleibenden Bedingungen im Kreise herumspringen zu lassen und dabei zu beobachten, in wie weit er etwa einem jener drei Fälle genügt. Dies leistet der Frosch, wenn man ihn in der früher angegebenen Weise zu der sogenannten Manègebewegung zwingt. Hierzu führt man die entsprechende Operation am Gehirn aus und wartet mit dem eigentlichen Versuche so lange, bis alle Reizungserscheinungen abgelaufen sind, was regelmässig nach 24 bis 48 Stunden der Fall zu sein pflegt. Setzt man einen solchen Frosch nunmehr auf den Tisch, reizt den Frosch durch annähernd gleichen Druck des Fingers an derselben Hautstelle, so erfolgt auf jeden Reiz ein Sprung von etwa gleichen Dimensionen. Markirt man den Ausgangspunkt des Frosches, so findet man unter den operirten Fröschen regelmässig einige, welche zu jenem Punkte wieder zurückkehren und zwar nach sieben bis acht Sprüngen. Wir behandeln diese Reihe demnach conform dem ersten Falle, indem wir $n = 8$ annehmen und dadurch erhalten zur Bestimmung des Winkels θ:

$$\frac{4\pi}{\theta} = 8,$$

also: $$\theta = 1\,R,$$

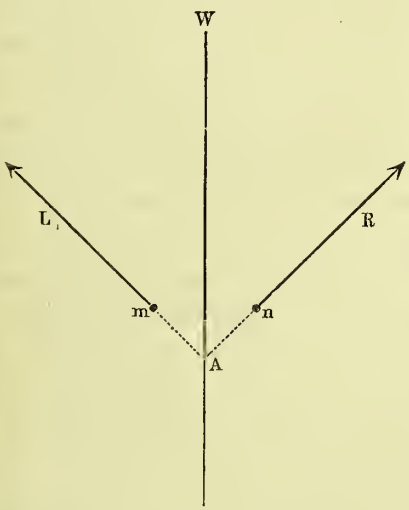
und $$\frac{\theta}{2} = \frac{1}{2}\,R.$$

Also durchspringt der Frosch in der Manègebahn ein geschlossenes reguläres Polygon und weicht dabei jedesmal von der geraden Linie um den Deviationswinkel $\frac{\theta}{2} = \frac{1}{2}\,R$ ab.

(In Wirklichkeit kann also nach dem eben Auseinandergesetzten der Winkel θ von einem rechten höchstens um so wenig abweichen, als bei den Versuchen die oben angenommene Annäherung eine Ungenauigkeit einführen sollte.)

Wir haben nunmehr zu erläutern, welche physiologische Stellung wir dem obigen Schema geben werden, insbesondere wo wir im Frosche die beiden Componenten AB und AC, die von hier ab R und L heissen mögen, zu suchen haben, woraus sich alles Uebrige, namentlich die Stellung des Winkels θ, von selbst ableiten wird.

Fig. 25.



Da wir schon oben als Ursache der Stosskraft die in den Muskeln des Frosches entwickelte Muskelkraft angegeben haben, so müssen auch die den Componenten R und L entsprechenden Kräfte Muskelkräfte sein. Wie dieselben auch sonst beschaffen sein mögen, so steht doch fest, dass sie in Folge des bilateral symmetrischen Baues des Wirbelthierkörpers **gleich und symmetrisch zur Mittellinie des Körpers angeordnet sein müssen;** derselben Bedingung sind auch ihre Angriffspunkte unterworfen, die wir m und n nennen wollen [1]) (siehe Fig. 25). Die Richtung, welche R und L haben, ist bestimmt durch

---

[1]) Angenommen, wir hätten es mit einem Thiere zu thun, bei welchem die bilaterale Symmetrie nicht existire, sondern es wäre z. B. der rechte Hebel gegen die Mittellinie um einen Winkel geneigt, der etwa zweimal so gross wäre, als der Neigungswinkel des linken Hebels. Alsdann müsste jedenfalls der linke Hebel eine grössere Kraft auszuüben im Stande sein als der rechte, wenn das Thier die Eigenschaft besitzen soll, im normalen Zustande sich geradlinig zu bewegen. Setzen wir bei diesem Thiere als einzige Bedingung voraus, dass die beschriebene Anordnung beider Hebel während unserer Betrachtung constant dieselbe bleibt, so würden alle obigen Behauptungen von dem Frosche auch für dieses Thier Geltung haben müssen. Wir werden nur die resultirende Stosskraft in zwei ungleiche Componenten, nämlich in eine linke $\frac{r}{2}\sqrt{3}$ und in eine rechte $\frac{r}{2}$ zerlegt haben, wenn

den Winkel θ, welcher sofort zu Tage tritt, wenn man R und L über ihre Angriffspunkte hinaus verlängert, bis sie sich in einem Punkte der Mittellinie, welcher dem Punkte A unseres obigen Schemas entspricht, schneiden. Da diese Mittellinie mit der Wirbelsäule zusammenfällt, so ist sie mit W bezeichnet worden, so dass nunmehr ist WAR resp. $WAL = \frac{\theta}{2}$ und $RAL = \theta$. Aber es ist durchaus nicht bekannt, dass die Muskelkräfte des Frosches, welche der Locomotion dienen, so angeordnet sind, dass sie den Richtungen R und L entsprechen; keinesfalls sind auf jeder Seite der Wirbelsäule etwa zwei Muskeln vorhanden, welche in der geforderten Richtung thätig sind. Das ist aber auch gar nicht nöthig, denn betrachten wir unser Kräfteparallelogramm, so lassen sich die Componenten AB und AC paarweise in zwei Componenten beliebig oft weiter zerlegen, die, wenn sie paarweise wieder vereinigt werden, die ursprünglichen Componenten AB und AC resp. R und L zu Resultanten haben. Die Muskeln, welche zu beiden Seiten der Wirbelsäule liegen und jene, welche den Extremitäten angehören und der Locomotion dienen, haben eine äusserst complicirte Anordnung, deren der Locomotion dienende Wirkung sich im Detail gar nicht übersehen lässt, aber es steht nichts im Wege, dieser Wirkung die Richtung der Resultanten R und L zu geben; die Mechanik der Be-

---

die Neigungen gegen die Mittellinie sich verhalten wie 1 : 2. Würden wir auch in diesem Falle den Winkel, den beide Hebel mit einander bilden, mit θ bezeichnen, so würde der linke Hebel um $\frac{\theta}{3}$, der rechte um $\frac{2\theta}{3}$ gegen die Mittellinie geneigt sein. Bei der Zerstörung eines dieser Hebel würde auch dieses Thier bei fortgesetzten periodischen Bewegungen immer zu Punkten kommen, welche alle auf die Peripherie eines und desselben Kreises fallen, wobei man immer dieselben drei wesentlich von einander verschiedenen Fälle zu betrachten haben wird, wie oben bei der bilateral symmetrischen Anordnung, welche wir beim Frosche vorausgesetzt haben. In den ersten zwei der genannten Fälle, wo nach einer endlichen Anzahl von Sprüngen genau der Ausgangspunkt wieder erreicht wird, wird diese Anzahl allerdings verschieden sein, je nachdem wir den linken oder den rechten Hebel vernichten. Diese Betrachtung hat für uns unter Anderem noch ein grosses Interesse dadurch, dass sie uns unmittelbar auf eine Methode führt, die bilaterale Symmetrie bei unserem Frosche durch die gleichbleibende Anzahl von Sprüngen zu controliren, je nachdem man die linke oder rechte Seite eliminirt; eine höchst interessante Methode, die sich unter Umständen auch auf andere Thiere ausdehnen lässt *).

*) Bei diesen Explicationen hatte ich mich der Unterstützung meines verehrten Collegen Dr. Schapira zu erfreuen, dem ich hier besten Dank sage.

wegung zwingt uns sogar diese Combination auf, da auf diese Weise am einfachsten die Entstehung der geradlinigen Bewegung des Frosches zu denken ist. Und θ ist der Winkel, den die beiden Resultanten sämmtlicher Muskelkräfte der beiden symmetrischen Körperhälften mit einander bilden, dessen Kenntniss allein die auf diese Untersuchung aufgewandte Mühe lohnt. An anderer Stelle gesucht, würde seine Auffindung wohl den grössten Schwierigkeiten begegnet sein, während wir ihn hier relativ leicht haben bestimmen können. Endlich ist $\frac{\theta}{2}$ der Winkel, den die Axe der Wirbelsäule mit einer der beiden Resultanten R oder L bildet; er ist constant bei allen Thieren derselben Gattung in Folge der gleichen anatomischen Anordnung der Muskeln, so dass die hier entwickelte Theorie für sämmtliche Individuen derselben Gattung, also z. B. Frösche und wohl auch Kröten, Geltung haben muss.

Wir wissen, dass der Frosch, welcher in Manège läuft, dabei constant um $\frac{\theta}{2}$ von der geradlinigen Bahn abweicht; deshalb ist die Grösse des Polygons, das er durchläuft, in letzter Instanz nur abhängig von der Grösse der Stosskraft, welche jeden beliebigen Werth haben kann, nur muss sie innerhalb eines Umlaufes constant bleiben, was in der That so lange der Fall ist, bis die Muskeln in Folge der constanten Inanspruchnahme ermüden. Dann aber können wir den Versuch auch abbrechen. Auf diese Weise haben wir eine sehr einfache Erklärung für die Thatsache, dass die Manègebahn nicht allein bei den verschiedenen Individuen, sondern bei ein und demselben Individuum zu verschiedener Zeit verschieden gross sein kann — eben proportional der jeweils entwickelten Muskelkraft, welche aus verschiedenen Ursachen variiren kann.

Wir kommen jetzt zur Untersuchung der Frage, auf welche Weise wir die eine der beiden Componenten R oder L vernichtet haben, als dem absoluten Erforderniss, um den Frosch aus seiner geradlinigen in die krummlinige Bahn des Polygons zu zwingen, d. h. wir hätten anzugeben, wie die Muskeln der einen Seite hier ausser Function gesetzt worden sind.

Wir hatten zu dem Zwecke, wie oben angegeben, die Zweihügelbasis zerstört. Da die Bewegungen wesentlich auf Reiz ein-

treten, so handelt es sich zweifellos um solche Bewegungen, deren Entstehung, was ihre Innervation anbetrifft, den Reflexbewegungen am nächsten kommt. Eine Reflexbewegung erfordert eine Reflexbahn, von der wir sogleich die peripherischen Antheile der centripetalen und centrifugalen Nerven ausschliessen können, auf Grund der schon früher (S. 90) gezogenen Folgerungen. Es bleibt also nur übrig, die Zerstörung innerhalb der centralen Station, wo wir zwei Glieder unterscheiden können, nämlich die sensiblen und die motorischen Ganglien, welche local getrennt gedacht werden können. Der Effect der Zerstörung eines der beiden Glieder wird aber nach unseren Vorstellungen hier der nämliche sein und die Manègebewegung als solche giebt uns kein Mittel an die Hand, um nach einer Seite zu entscheiden. Aber wir hatten schon früher bewiesen, dass in die Zweihügelbasis fast sämmtliche sensible Erregungen eintreten, welche zu dem weiter rückwärts gelegenen Hirncentrum gelangen sollen; daher schliessen wir, dass die Vernichtung der Componente dadurch herbeigeführt ist, dass man der Reflexbahn der einen Seite und mittelbar den Muskeln der gegenüberliegenden Seite jeden Zufluss an sensibler Erregung abgeschnitten hat.

Wir haben endlich zu untersuchen, welches die relative Lage des zerstörten centralen Herdes gegen die eine der beiden Kraftcomponenten sein muss, um diejenige Manègebewegung zu erzeugen, welche nach der unverwundeten Seite hin gerichtet ist.

Um die Vorstellung zu vereinfachen, setzen wir an Stelle der Componenten R und L zwei Muskeln, deren Richtung der Richtung der Componenten parallel läuft und zu denen aus der Zweihügelbasis, welche wir aus denselben Gründen jetzt als den Gesammtherd der centralen Thätigkeit behandeln wollen, zwei Nervenfasern treten. Hierbei sind zwei Fälle möglich: die Nervenfasern laufen nämlich zu den Muskeln derselben Seite oder sie überschreiten die Mittellinie und verlaufen zu den Muskeln der anderen Seite; in letzterem Falle müsste also eine Kreuzung der Bahnen der beiden Seiten an irgend einem Punkte ihres Verlaufes stattfinden. Die Figur 26, welche ohne weitere Erklärung verständlich ist, reproducirt das Schema dieses Verlaufes. Wenn man für den Fall der Kreuzung, also der gestrichelten Linien, den Zweihügel der rechten Seite zerstört, so wird dadurch die Componente der anderen Seite L vernichtet, weil ihrem Muskel die Innervation fehlt; der Frosch

wird sieh also in der Richtung der anderen Componente *R* bewegen, d. h. er wird in Manège nach der verletzten Seite gehen. Da diese Ableitung aber unserem Versuche widerspricht, so kann eine solche Kreuzung der Fasern nicht stattfinden, sondern die Fasern werden, entsprechend den ausgezogenen Linien, von dem Zweihügel zu dem Muskel derselben Seite verlaufen, so dass z. B. die Zerstörung des rechten Zweihügels die Componente derselben Seite *R* ausser Function setzt und die Bewegung des Frosches in der Richtung der Componente *L* hin erfolgt, d. h. nach der der Verwundung entgegengesetzten Seite — in voller Uebereinstimmung mit der Erfahrung. Daraus folgt, dass Verwundung und ausser Function gesetzte Muskelgruppe auf derselben Seite der Wirbelsäule liegen, d. h. wir können nach unserem Versuchsmaterial nur die beiden Enden dieser Bahn bestimmen.

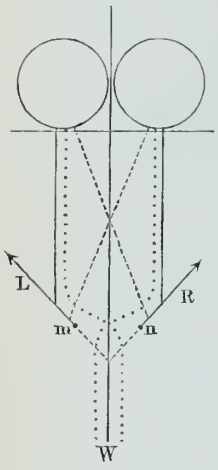
Es bleibt nicht allein nicht ausgeschlossen, erscheint im Gegentheil höchst wahrscheinlich, dass die Bahn innerhalb dieses Weges eine oder mehrere Kreuzungen besitzt. Zunächst muss eine Verbindung vom Zweihügel zum Hirncentrum vorhanden sein, welche die Mittellinie überschreiten kann; ist das aber einmal geschehen, so muss eine nochmalige Uebersehreitung der Mittellinie eintreten, weil die austretende Faser auf derselben Seite liegen muss, wo auch die Hirnwunde liegt.

Wenn wir demnach in Zukunft festzuhalten haben werden, dass Hirnwunde und austretende motorische Faser auf derselben Seite des Körpers liegen müssen, so erscheint es doch auf der anderen Seite wieder sehr wahrscheinlich, dass eine kleinere Anzahl von Fasern definitiv die Mittellinie überschreitet und auf der der Hirnwunde gegenüberliegenden Seite austritt. Am eindringlichsten spricht dafür die Beobachtung der Schwimmbewegung im Wasser; wenigstens kann ich nur auf diese Weise verstehen, dass nach einseitiger Abtragung des Zweihügels die Schwimmbewegungen keine Coordinationsstörungen zeigen, welche nach beiderseitiger Abtragung der Zweihügel niemals fehlen (derselbe Schluss trifft auch die Innervation des Stimmorgans, denn der Quackversuch persistirt in wenigstens äusserlich normaler Weise auch nach totaler Abtragung des einen Zweihügels).

Einer besonderen Erwähnung bedürfen noch die Wege der centripetalen Nerven, welche dem Gehirn die peripheren Impulse vermitteln; sie sind bisher von der Betrachtung völlig ausgeschlossen gewesen.

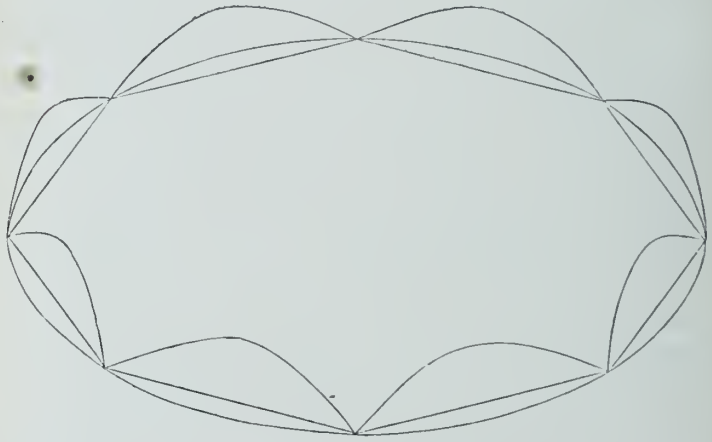
Die Thatsache, dass die Erregbarkeit der unverletzten Seite herabgesetzt ist, führt zu der Vorstellung, dass die sensiblen Fasern, bevor sie ins Gehirn eintreten, sich kreuzen. Wo diese Kreuzung aber stattfindet, ob kurz vor dem Eintritt in das Mittelhirn oder tiefer unten, das wissen wir nicht. In dem Schema der Fig. 26 sind die sensiblen Bahnen durch die punktirten Linien dargestellt mit der Kreuzung am unteren Ende des Nackenmarkes aus Gründen, die später klar sein werden. Es steht dieser Folgerung von anderer Seite vorläufig kein Hinderniss im Wege, im Gegentheil, wir werden diese Combination später sehr brauchbar finden.

Fig. 26.



Wenn wir zu der polygonalen Bahn des Frosches wieder zurückkehren und uns die Thatsache ins Gedächtniss zurückrufen, dass das Polygon ein gleichseitiges ist, dessen Eckpunkte die Wendepunkte der Bahn bezeichnen, so stellt sich die Manègebewegung in Wirklichkeit als eine Bewegung dar, welche in circa 8 congruenten Parabeln stattfindet, die senkrecht auf den gleichen Sehnen eines durch die Ecken des Polygons gelegten Kreises stehen. Die Fig. 27 giebt ein Bild

Fig. 27.



dieser Bahn in perspectivischer Ansicht aufgenommen. Die Curve, welche diese Bewegung darstellt, ist keine einheitliche, sondern eine

zusammengesetzte krumme Linie, in der wir gesondert den basalen Kreis und die auf dessen Sehnen senkrecht stehenden Parabeln unterscheiden können. Da diese Parabeln, wie oben gezeigt worden ist, genau die gleichen sind, welche der Frosch auch bei geradliniger Bewegung beschreibt, so können sie für die krummlinige Bewegung nicht charakteristisch sein. Daher bleibt als charakteristisch nur der basale Kreis, auf dessen Peripherie die Wendepunkte der Bahn liegen. Ich würde deshalb vorschlagen, diese Bewegungsform fortan als „Kreisbewegung" zu bezeichnen, womit im Grunde genommen nichts Neues verlangt wird, da die französischen Autoren schon lange statt „mouvement de manège", öfter auch „mouvement circulaire" gesetzt haben. Endlich aber ist erwiesen, dass die Bewegung nicht allein eine Kreisbewegung ist, sondern dass es keine andere Bewegung sein kann, so lange die angegebenen Bedingungen erfüllt werden.

§. 2.

Die Rollbewegung.

Wenn man die sogenannte Rollbewegung etwas genauer betrachtet, namentlich im Wasser, so findet man leicht, dass sie keine einfache Rollbewegung, vielmehr eine Schraubenbewegung ist.

Ganz allgemein setzt sich jede Schraubenbewegung aus zwei Bewegungen zusammen, 1) einer translatorischen, welche den Körper parallel seiner eigenen Axe verschiebt, und 2) einer Rotation, bei welcher die Bewegung um die Axe, die Rotationsaxe, so erfolgt, dass alle nicht in der Axe gelegenen Punkte Kreisbögen beschreiben, deren Radius gleich ihrer senkrechten Entfernung von der Axe ist. Wenn die Axe der Translation und jene der Rotation identisch sind und wenn die Grösse der Translation stets parallel ist der Rotationsamplitude, so ist die Schraubenlinie die gemeine Cylinderschraube, eine Form der Bewegung, die wir vorläufig für unseren Frosch voraussetzen wollen. Da wir die Mechanik der translatorischen Bewegung schon kennen, so haben wir ausschliesslich den Mechanismus der Rotationsbewegung zu behandeln.

Nehmen wir als Rotationskörper einen beliebigen Cylinder an, so lassen sich sehr verschiedene Anordnungen aussinnen, um den Cylinder

um seine Axe rotiren zu machen, z. B. durch Ansetzung einer Kurbel an die Axe und entsprechende Bewegung derselben. Aber es kann nicht unsere Aufgabe sein, alle möglichen Combinationen durchzugehen, sondern es kommt hier darauf an, die Combination ausfindig zu machen, welche sich mit dem meisten Vortheil auf unser physiologisches Problem übertragen lässt, selbst wenn sie vom rein mechanischen Standpunkte aus nicht gerade die einfachste sein sollte. Setzen wir unserem Cylinder vier auf einander senkrechte Flügel (*a*, *b*, *c*, *d*) auf, wie die der Windmühlen, und belasten den einen horizontalen Flügel *a* mit einem Gewichte, so erfolgt eine Rotation um 90°, der Flügel *a* steht senkrecht und an seine Stelle tritt der Flügel *b*; entfernt man das Gewicht bei *a* und hängt es an *b*, so entsteht wieder eine Bewegung von 90° u. s. w., bis *a* den Weg um 360° zurückgelegt hat und sich wieder an seiner Ausgangsstelle befindet. Man kann sich aber auch eine Combination vorstellen, welche mechanisch viel unpraktischer erscheint, uns aber unserem Problem viel näher führt. Es können nämlich zwei von einander völlig unabhängige und verschiedene Kräfte so vertheilt sein, dass die eine den Cylinder um 180° und die andere sich direct anschliessend ihn von da bis 360° bewegt. Wenn die zweite Kraft, welche das System von 180 bis 360° führt, gegeben, resp. von andersher bekannt ist, so haben wir nur noch die erste Kraft zu finden, welche das System von 0 bis 180° dreht. Wir wollen für unser System hier vorläufig als bewegende Kraft, wie oben, irgend ein Gewicht annehmen, welches als Uebergewicht angebracht, das System von 0 bis 180° bewegt, wo die zweite, gut bekannte Kraft die Bewegung im angefangenen Kreise fort und zu ihrem Ausgangspunkte znrückführt.

Nach diesen Vorbemerkungen kehren wir wieder zu der Rotationsbewegung des Frosches zurück, die nach der Definition so beschaffen ist, dass irgend ein Punkt der Körperoberfläche einen Kreis beschreibt, dessen Radius gleich der Entfernung derselben von der Körperaxe ist, wobei der Frosch sich also um 360° bewegt. Diese Bewegung können wir wie oben betrachten von 0 bis 180° und von 180 bis 360°. Der zweite Theil der Bewegung geschieht durch eine uns gut bekannte Kraft, die gleich näher betrachtet werden soll.

Im ersten Capitel dieser ganzen Untersuchung haben wir nämlich gesehen, dass ein Frosch, den man auf den Rücken legt, sich immer

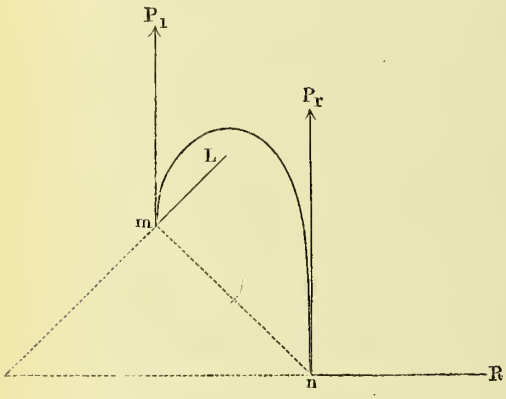
wieder auf den Bauch umdreht. Das ist aber genau dasselbe, was bei der Rollbewegung des Frosches zunächst auf dem Lande, aber auch im Wasser, in derselben Weise geschieht, d. h. also wenn der Frosch von 180 bis 360° rotirt, so geschieht das durch dieselbe Kraft, welche ihn aus der Rückenlage immer wieder in die Bauchlage zurückführt. Da wir diese Kraft kennen, so ist die Entstehung der Bewegung von 180 bis 360° gegeben und bedarf keiner weiteren Untersuchung. Hinzuzufügen wäre nur noch, dass bei der Rollbewegung immer das Umdrehen nach der entsprechenden Seite bevorzugt werden muss. Bei normalen Fröschen, welche auf ein Bevorzugen einer Seite beim Umdrehen untersucht worden sind, stellte sich heraus, dass für das Umdrehen keine Richtung ausgeschlossen ist, d. h. dass sie nach jeder Richtung erfolgen kann und diejenige vorziehen wird, welche ihr aus anderen Gründen das Umdrehen erleichtert. Ein solcher Grund aber ist vorhanden in dem Schwunge, mit welchem die von 0 bis 180° erfolgende Bewegung dort ankommt. Dieses Moment wird darüber entscheiden, ob der Frosch die Umdrehung in der Richtung zurück von 180 nach 0° oder die vorwärts von 180 nach 360° vorzieht. Man kann gar nicht daran zweifeln, dass er bei freier Wahl, die wir auf Grund unserer Beobachtungen haben voraussetzen können, in der Richtung von 180 nach 360° sich umdrehen wird, weil in dieser Richtung nicht allein kein Widerstand zu überwinden ist, sondern im Gegentheil sogar eine noch im Gange befindliche Bewegung benutzt werden kann. Für die Mitbenutzung dieser Kraft spricht endlich auch die Thatsache, dass die Rollbewegung so lange vorhanden ist, als die Fähigkeit zum Umdrehen erhalten bleibt; das war nach den früheren Mittheilungen so lange, als das Hirncentrum noch erhalten war. Mit dessen Zerstörung verschwindet die Rollbewegung und die Möglichkeit des Umdrehens vom Rücken zurück in die Bauchlage.

Wenn somit die Kraft, welche die Rotation um 180 bis 360° bewirkt, gegeben ist, so bleibt uns nur noch die Aufgabe, jene Kraft zu construiren, welche die Rotation von 0 bis 180° besorgt.

Betrachten wir unsere Fig. 24, deren Bedeutung uns von oben her bekannt ist, so können wir die Resultanten L und R in neue Componenten zerlegen. Während wir uns dort aber mit in der Horizontalebene liegenden Componenten begnügen konnten und es der Einfach-

heit wegen auch thaten, müssen wir durchaus hier die Zerlegung im Raume vornehmen, also auch die Raumcomponente construiren. Es mögen L und R als Componenten in der Ebene L' und L'', sowie R' und R'' geben, die uns nicht weiter interessiren. Die Raumcomponenten heissen P_l und P_r; sie stehen aufrecht in den Angriffspunkten m und n unter einem Winkel gegen die Horizontalebene geneigt, den wir nicht kennen, der aber jedenfalls grösser als 45° sein wird. Die Kenntniss dieses Winkels interessirt uns vorläufig auch so wenig, dass wir P_l und P_r sogar senkrecht in m und n uns vorstellen wollen; aber die eine Bedingung ist in Folge der bilateralen Symmetrie des Körpers zu erfüllen, dass sie gleich und symmetrisch zur Mittellinie stehen müssen (s. Fig. 28). Es stehen also in der angegebenen Weise angeordnet P_l und P_r in m und n senkrecht zur Fläche des Papiers und üben beiderseits einen gleichen Zug nach oben aus. (Die Zerlegung von L und R ist unterlassen worden, um die Uebersichtlichkeit der Figur nicht zu beeinträchtigen.)

Fig. 28.



Legen wir nun durch P_l und P_r einen Normalschnitt zur Mittellinie des Körpers (der also ebenfalls senkrecht zur Papierfläche steht), dem wir, ausschliesslich aus Gründen grösserer Anschaulichkeit, die Form eines Halbkreises so geben wollen, dass derselbe auf der Verbindungslinie mn steht und von P_l wie von P_r in diesen Punkten tangirt wird, so bekommt das System, wenn man z. B. P_r zum Theil oder völlig zerstört, ein Drehungsmoment mit der Tendenz nach der Seite um P_r, also im Sinne des Uhrzeigers zu rotiren. So lange der Frosch aber auf der festen Unterlage der Tischplatte ruht, kann es zu einer Rotation nicht kommen, weil der Druck, den die rechte Seite in der Richtung der tendirten Rotation ausübt, durch den Gegendruck der festen Unterlage aufgehoben wird; es wird in diesem Falle keine Rotation, sondern nur

eine Senkung der verwundeten Seite zu Stande kommen, während die gegenüberliegende, die unverwundete Seite, erhoben wird. Diese Ableitung entspricht der Beobachtung aufs Genaueste, denn so lange der Frosch auf den angewendeten Reiz keine Locomotion macht, erfolgt nur die Senkung der verwundeten Seite; dasselbe beobachtet man als Nachwirkung einer vorausgegangenen Bewegung. Wenn aber unser Frosch einen Sprung macht, so ist der Gegendruck der Unterlage nicht mehr vorhanden, der Halbkreis resp. Frosch rollt nach der Seite der vernichteten Componente, nach der Seite der Verwundung. In der That sieht man die Rollbewegung des Frosches auf dem Lande nur dann, wenn er sich im Sprunge vom Boden erhebt. Scheinbar anders verhält sich die Erscheinung im Wasser, insofern als die Rollbewegung dort sogleich beginnt. Das ist aber leicht verständlich, da das Wasser der Bewegung keinen Widerstand, wie die Tischplatte, entgegensetzt. Ist der Frosch durch diese Rollbewegung auf den Rücken gekommen, so tritt in diesem Momente die andere Kraft auf, welche ihn wieder aus der Rücken- in die Bauchlage zurückführt, wo der Vorgang sich wiederholt, wenn von Neuem ein Reiz auf den Frosch einwirkt.

Dies Alles ist am deutlichsten auf dem Lande, nicht im Wasser zu beobachten; man sieht hier sogar nicht selten eine kleine Pause in der Bewegung eintreten, wenn die beiden Kräfte wechseln, eine Beobachtung, die wir ihrerseits für die Theilnahme zweier Kräfte sprechen lassen können.

Nachdem der mechanische Theil des vorgelegten Problems gelöst ist, müssen wir an den physiologischen Theil der Aufgabe herantreten, welche allein darin besteht, den Weg anzugeben, auf welchem es möglich ist, die Raumcomponenten P durch die angeführte Operation zu eliminiren unter Beachtung des Umstandes, dass die Rollbewegung nach der verletzten Seite hin geschieht. Wir betrachten den allgemeinsten Fall, dass die Rollbewegung erzeugt worden ist durch Verletzung innerhalb des Nackenmarkes (s. S. 87). Wir befinden uns nachweisbar mit dieser Verletzung in einer Gegend, wo kein centraler Innervationsherd mehr in Betracht kommen kann, sondern wo es sich ausschliesslich um Verletzung von Leitungsbahnen handeln muss und zwar von sensiblen oder motorischen oder von beiden zugleich. Betrachten wir die Fig. 26 und berücksichtigen wir, dass die zu eliminirende

Componente, wenn es zur Rollbewegung kommen soll, auf der der Verwundung gleichen Seite liegen muss, so ist klar, dass der gesuchte Zweck erreicht ist, wenn in der motorischen Bahn eine Eliminirung der Fasern für die *P*-Componente durch die Verwundung ausgeführt wird. Aber ein Gleiches erreichen wir auch durch Trennung der sensiblen Bahn, wenn wir annehmen könnten, dass die gefundene Kreuzung dieser Fasern tief unten, wie es hier gezeichnet, nicht aber hoch oben im Nackenmark stattfindet.

Da die Untersuchung der Hautempfindungen vor der Hand resultatlos geblieben ist, so kann zwischen diesen zwei Möglichkeiten bis auf Weiteres nicht entschieden werden.

Es wurde oben angenommen, dass die von dem Frosche beschriebene Schraube die gemeine Cylinderschraube ist. Diese Annahme entspricht aber insofern nicht ganz den Thatsachen, als die translatorische Bewegung nicht immer geradlinig ist, sondern häufig selbst wieder im Kreise herumgeht. Vollkommen deutlich tritt die gleichzeitige Kreisbewegung bei der periodischen Rollbewegung auf, so dass diese letztere in der That eine in sich zurücklaufende Schraubenbewegung darstellt. Bei der continuirlichen Rollbewegung beschreibt die translatorische Bewegung ebenfalls eine krumme Bahn, aber die Natur dieser krummen Linie ist mit Sicherheit bisher noch nicht anzugeben.

Es wäre daher richtiger, die bisher als Rollbewegung bezeichnete Zwangsbewegung in Zukunft Schraubenbewegung zu nennen.

§. 3.

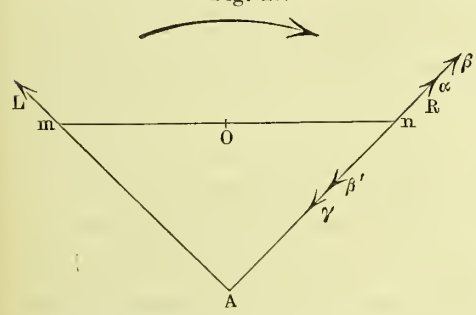
Die Uhrzeigerbewegung.

Mechanisch ist die Bewegung in dieser Auffassung wenig angreifbar; sie wird aber sogleich gefügiger, wenn wir sie betrachten als eine Rotationsbewegung, welche um eine verticale Axe ausgeführt wird. Betrachten wir in Fig. 22 die Horizontalcomponenten *AB* und *AC*, so haben wir dort die Kreisbewegung hervorgehen lassen aus der Vernichtung der einen der beiden Componenten. Es liegt aber ohne Weiteres auf der Hand, dass eine solche Kreisbewegung auch dann entstehen muss, wenn man die eine der beiden Componenten

verstärkt und zwar wird die resultirende Bewegung der Richtung der verstärkten Componente folgen. Da die Uhrzeigerbewegung erwiesenermaassen eine Reizungserscheinung ist, so befinden wir uns zweifellos hier in dem Falle, dass die eine Componente verstärkt worden ist. Und kann man in dem Polygon derselben Figur die Translation gleich Null machen, so hätten wir die gesuchte Rotation.

Indess wird es vortheilhaft sein, diesen Vorgang etwas näher zu erläutern und dem physiologischen Gesichtspunkte etwas mehr Rechnung zu tragen. Die Fig. 29 zeigt wieder unsere Horizontalcomponenten R und L in ihrer symmetrischen Lage zur Körperaxe, mn sei ihre Verbindungslinie, deren Mitte O der Mittellinie des Körpers entsprechen würde. Erfahrungsgemäss wissen wir, dass Operationen in den Sehhügeln, deren Verwundung allein die Uhrzeigerbewegung erzeugt, regelmässig von Hemmungserscheinungen[1]) gefolgt sind, welche ohne Zweifel als Folge der mechanischen Verletzung, in unserem Sinne als Reizung aufzufassen sind, d. h. die mechanische Verletzung erzeugt eine Hemmung. Wie lässt sich aber die physiologische Hemmung in die Mechanik übertragen? Offenbar als eine zu einer vorhandenen Kraft in entgegengesetzter Richtung wirksame neue Kraft, am einfachsten von gleicher Grösse mit der ersten. Wir werden daher zu R im Punkte n eine entgegengesetzt gerichtete Kraft gleicher Ordnung anbringen, so dass wir jetzt ein $+ R$ und $- R$ haben. Der Schnitt in die Hirnmasse wird aber neben dem Reize noch einen anderen Effect hervorbringen; er unterbricht gleichzeitig gewisse Verbindungen und kann daher auch lähmend wirken. Nichts hindert uns anzunehmen, dass diese Lähmung unser $+ R$ getroffen hat, und nunmehr haben wir ein typisches Drehungsmoment, welches das System in der Richtung nach der rechten Seite, in der Richtung des Pfeiles drehen muss. In dem

Fig. 29.



---

[1]) Es soll hier nur ein Hemmungsvorgang im weitesten Sinne gedacht werden; von den speciellen Hemmungscentren von Setschenow ist abzusehen.

Moment, wo die erregende Wirkung des Schnittes schwindet und die Hemmung beseitigt resp. — R wieder ausgelöscht ist, wird die Rotation aufhören und an ihre Stelle eine Translation in der Richtung gegen die andere Seite auftreten; leider aber entspricht das Resultat nicht unseren Versuchen, denn Rotations- und Kreisbewegung gehen hier nach entgegengesetzten Seiten, während der Versuch gelehrt hatte, dass die beiden Bewegungen stets nach derselben Richtung geschehen. Aber der leitende Gedanke bleibt richtig und es ist wahrscheinlich, dass eine unserer Voraussetzungen nicht zutreffend ist. Das dürfte in der That die Auffassung sein, dass die hier auftretende Kreisbewegung eine Ausfallserscheinung ist; nach unserer Auffassung kann sie es aber gar nicht sein, sondern sie muss, da sie vorübergehend ist, ebenso wie die Rotationsbewegung eine Reizungserscheinung sein. Es ist nicht auffallend, dass diese Reizung so lange dauert, denn wir wissen, dass Reizungen von Ganglienzellen von ganz anderen Nachwirkungen gefolgt sind, als die der leitenden Nerven. Aus diesem Gesichtspunkte betrachtet, gestaltet sich der Vorgang folgendermaassen: die Verwundung erzeugt einerseits eine Reizung und verstärkt damit die Componente $R = n\alpha$ (s. Fig. 29) zu $n\beta$; andererseits etablirt sie eine Hemmung, die zu $n\beta$ entgegengesetzt wirkt und gleich $n\gamma$ sein möge. Ist $n\gamma > n\beta$, so entsteht ein Drehungsmoment, welchem das System in der Richtung des Pfeiles folgt, d. h. die im Versuche beobachtete Rotation nach der verwundeten Seite. Sobald die Hemmung verschwindet, während die Reizung auf der positiven Seite noch andauert, geht die Rotation in eine Translation nach derselben Seite über, weil $R > L$ ist, d. h. nunmehr in voller Uebereinstimmung mit dem Versuch. Gehen die beiden Bewegungen nach der gesunden Seite, so wird man an jener Stelle eine entgegengesetzte Anordnung der wirkenden Elemente anzunehmen haben. Dass hier aber thatsächlich solche differenzirte Anordnungen vorhanden sein können, geht aus der Schilderung des anatomischen Baues der Sehhügel hervor. Stieda (l. c. 305) schreibt: „In der nächsten Umgebung des dritten Ventrikels befindet sich in der Grundsubstanz eine grosse Anzahl kleiner Nervenzellen und Zellkerne; je weiter von dem Ventrikel entfernt, um so spärlicher werden sie. Auch hier sind sie reihenweise geordnet und durch faserige Grundsubstanz von einander getrennt.“

Näher anzugeben, welche physiologische Bahnen gereizt worden sind, bin ich bei der geringen Kenntniss, die wir über die Sehhügel gewonnen haben, ausser Stande [1]).

Zum Schluss haben wir aus Praxis und Theorie noch einige wesentliche Folgerungen abzuleiten. Die letztere zeigt mit voller Bestimmtheit, dass Zwangsbewegungen nur dann entstehen können, wenn asymmetrische Verletzungen des Gehirns angebracht werden, welche eine ungleiche Innervation derjenigen Elemente einer Seite zur Folge haben, welchen die Locomotion obliegt. Je grösser die Asymmetrie der Innervation dadurch wird, um so sicherer und um so intensiver werden die Zwangsbewegungen erscheinen; unterhalb einer gewissen Grenze dieser Asymmetrie scheinen Zwangsbewegungen überhaupt zu fehlen.

Wenn die turbulenten Erscheinungen, welche der Schnitt als mechanischer Reiz erzeugt hat, abgelaufen sind und wenn man das Thier vor äusseren Reizen schützt, so treten trotz der vorhandenen Asymmetrie der Verletzung doch keine Zwangsbewegungen auf. Daraus folgt, dass eine Anregung zur Innervation eintreten muss entweder von Seiten des Willens oder von aussen, von der Peripherie her. Da unsere Frösche aber nach Abtragung des Grosshirns, womit der Wille eliminirt wird, auf folgende asymmetrische Verletzung des Gehirns Zwangsbewegungen machen können, wenn ein äusserer Reiz auf sie einwirkt, so folgt daraus unabweisbar, dass der Wille für das Zustandekommen der Zwangsbewegung vollkommen entbehrlich ist. Aber das schliesst nicht aus, dass der Wille, wenn er nachweisbar erhalten ist, in derselben Weise eingreift, wie ein peripherer Reiz, d. h. durch die willkürlich intendirte Innervation eine Zwangsbewegung hervorruft; aber weiter nicht.

---

[1]) Eckhard spricht in seinem Werke den Wunsch aus, dass genaue Angaben über die Localitäten gemacht werden sollten, deren Verletzung einerseits zu Zwangsbewegungen, andererseits zu Hemmungserscheinungen führt. Für die Zwangsbewegungen ist dieser Wunsch oben bereits erfüllt worden. In Bezug auf die Hemmungserscheinungen will ich bemerken, dass operative Eingriffe in die Sehhügel, welche wohl mechanischer Reizung gleich gesetzt werden können, ausnahmslos von Hemmungserscheinungen gefolgt sind, welche sich in einer tiefen aber vorübergehenden Depression aller Bewegungen kund thun. Bei Operationen im Mittelhirn oder anderen Theilen des Gehirns ist bei Anwendung eines zweckmässigen Operationsverfahrens Aehnliches nicht beobachtet worden.

Wir gelangen somit zu folgender unsere Versuche umfassenden Definition der Zwangsbewegungen: **Die Zwangsbewegungen sind krummlinige Bewegungen, welche durch asymmetrische Innervation von genügender Grösse derjenigen Elemente entstehen, die der Locomotion dienen. Die Asymmetrie der Innervation kann durch eine Verstärkung (Reizung) oder durch eine Verminderung (Lähmung) der normalen Innervation der einen Seite gegeben sein.**

Drittes Capitel.

Die Beobachtungen auf der horizontalen Centrifugalscheibe.

§. 1.

Die Versuche.

Die Versuche auf der Centrifugalscheibe sind oben an den bezüglichen Stellen fortgelassen worden, weil sie ihres Umfanges und ihrer besonderen Bedeutung wegen einen eigenen Abschnitt beanspruchen und durch ihr Fehlen dem Gange der Untersuchung dort keinen Abbruch gethan hatten.

Die rotirende Scheibe ist, so viel mir bekannt, von Goltz in unser Gebiet eingeführt worden; er beschreibt seinen Versuch in folgender Weise (l. c. 71): „Setzt man den Frosch auf eine Scheibe, welcher man eine kreisförmige Drehung nach rechts ertheilt, so wird er sich fortwährend nach links herumdrehen und so die ursprüngliche Lage im Raume behaupten. Ein Thier, dem man das ganze Gehirn weggenommen und nur das Rückenmark gelassen hat, zeigt unter gleichen Verhältnissen keine Drehbewegung; das Centralorgan, welches jener Drehbewegung vorsteht, liegt demnach in irgend einem Theile der Gehirnpartien, welche zwischen der hinteren Grenze der Grosshirnlappen und dem vorderen Ende des Rückenmarkes gelegen sind.“ Die von Goltz beobachtete Thatsache enthält, wie ich gleich bemerken will, nur den Anfang zu einer grossen Reihe von Beobachtungen, die diesem vortrefflichen Beobachter aus irgend einem Grunde entgangen sind.

Ich pflegte den Versuch im Anfang so zu machen, dass ich den grosshirnlosen Frosch auf eine Holzscheibe von 30 cm Durchmesser, radial mit dem Kopfe gegen die Peripherie gerichtet, setzte und diese auf das Wasser brachte, wo sie durch zweckmässiges Anstossen mit beiden Händen in Rotation versetzt werden konnte. Hierbei bestätigt man leicht die Goltz'sche Beobachtung, dass der Frosch sich gegen die Richtung der Drehung in Bewegung setzt; aber man sieht noch mehr, denn der Frosch setzt sich nicht allein gegen die Drehung in Bewegung, sondern beschreibt hierbei einen Kreis, der stets der Richtung der Rotation entgegengesetzt gerichtet bleibt. Der Radius dieses Kreises ist entweder gleich der Körperlänge oder um Weniges grösser als diese. Die Bewegung scheint während der ganzen Zeit der Rotation mehr oder weniger anzuhalten. Sie beginnt regelmässig zuerst am Kopfe, welcher sich in seinem Gelenke seitlich dreht und geht dann auf den Rumpf über, so dass man diese beiden Bewegungen deutlich in der Beobachtung unterscheiden kann. Hört die Drehung der Scheibe auf, so beschreibt der eben zur Ruhe gekommene Frosch von Neuem einen Kreis von gleichen Dimensionen wie oben, aber in entgegengesetzter Richtung, d. h. in gleichem Sinne mit der Rotation der Scheibe. Zieht man diesem Frosche die Holzscheibe unter dem Bauche fort oder besser, setzt man ihn in ein zweites Wasserbassin, so setzt er activ die Kreisbewegung fort, die allmälig in eine archimedische Spirale ausläuft. Macht man die Rotation sehr langsam, so dreht sich nur der Kopf gegen die Bewegung der Scheibe so weit als es die mechanische Einrichtung des Kopfgelenkes eben gestattet; hält man die Scheibe an, so bewegt sich der Kopf durch die Mittellinie hindurch in die entgegengesetzte Richtung, d. h. in die Richtung der voraufgegangenen Rotation der Scheibe; erst später stellt sich der Kopf wieder in die Mittellinie ein. Rotirt man die Scheibe sehr rasch, so wird der Frosch nach wenigen Bewegungen vollkommen ruhig und drückt den Rumpf sammt Kopf gegen die Unterlage. Hört die Drehung auf, so beschreibt er seinen Kreis, wie oben angegeben.

Dieselben Versuche gelingen auch an einem völlig unversehrten Frosche, nur hat man mit dem Arrangement viel mehr Mühe.

Nennen wir der Kürze halber die Erscheinungen bei Beginn der Rotation „Anfangserscheinungen“ und jene bei Aufhören oder Stillstand

der Bewegungen „Enderscheinungen“, so sei bemerkt, dass die Enderscheinungen alle deutlicher im Wasser zu beobachten sind; doch versäume man nicht die Beobachtungen auch auf der Scheibe selbst.

Wir kommen somit zu einem allgemeinen Satze, der sämmtliche Beobachtungen in folgender Weise umfasst: Frösche ohne Grosshirn, welche man radial mit dem Kopfe gegen die Peripherie gerichtet auf eine rotirende Scheibe setzt, machen Kreisbewegungen in einer der rotirenden Scheibe entgegengesetzten Richtung. Wird der Gang der Scheibe verzögert oder hält sie still, so beschreiben sie einen Kreis in entgegengesetzter Richtung, d. h. in gleicher Richtung mit dem Sinne der rotirenden Scheibe. Im Wasser läuft dieser Kreis in eine Spirale aus. Die Bewegungen beziehen sich auf Rumpf und Kopf.

Der hier auftretende Einfluss ist so mächtig, dass er im Stande ist, der „Kreisbewegung“ nach Verletzung des Mittelhirns die entgegengesetzte Richtung aufzuzwingen, man hat eben nur nöthig, die Scheibe in der betreffenden Richtung zu drehen. Der Frosch, welcher z. B. Kreisbewegungen nach rechts ausführt, macht, wenn man die Scheibe nach links gedreht hat und ihn darauf ins Wasser setzt, nunmehr dort im Wasser die Kreisbewegung nach links, wie wenn es ein normaler Frosch wäre. Selbst der ungefügigen Schraubenbewegung kann man andere Richtung anweisen.

Weitere Erkenntniss war bei dieser primitiven Methode nicht zu erwarten. Ein vollkommenerer Rotationsapparat, den ich aus der Sammlung des hiesigen physikalischen Laboratoriums erhielt[1]) und auf den meine Holzscheibe leicht aufgekittet werden konnte, setzte mich in den Stand, einige weitere Fragen zu beantworten. Der Apparat war mit einer Anordnung versehen, welche mit wenig Mühe eine Bestimmung der Rotationsgeschwindigkeit gestattete.

Zuerst wurden die Grundthatsachen wiederholt und leicht bestätigt. Weiter aber musste vor Allem entschieden werden, wie sich der Frosch bei constanter Umdrehungsgeschwindigkeit verhalten würde. Hierbei

---

[1]) Dafür sowie für manchen guten Rath spreche ich Herrn Prof. G. Quincke meinen verbindlichsten Dank aus.

stellte sich heraus, dass die beschriebenen Bewegungen nur im Anfange der Bewegung und nach dem Aufhören derselben auftreten, resp. bei Eintritt einer Verzögerung der Bewegung; dass aber mit dem Moment, wo die Geschwindigkeit constant geworden ist, jede Bewegung des Frosches aufhört, vielmehr von demselben eine völlig normale Haltung eingenommen wird. Die Scheibe machte 60, 40 und 20 Umdrehungen in der Minute, wobei in der Periode der constanten Rotation selbst der Kopf keine Drehung zeigte, sondern in der Flucht der Körperaxe feststand. Eine weitere Herabsetzung der Umdrehungsgeschwindigkeit schien nicht mehr nöthig [1]). Es folgt aus dieser Reihe von Beobachtungen, dass die Bewegungen auf der rotirenden Scheibe nur durch die Winkelbeschleunigung, nicht durch die Winkelgeschwindigkeit veranlasst werden.

Nachdem dieser Punkt festgestellt war, musste ermittelt werden, welches die Richtungen der Froschbewegungen waren für den Fall, dass man die Stellung des Frosches auf der Scheibe variirt; wenn er also die radiale Stellung einnahm, das eine Mal mit dem Kopfe gegen die Peripherie, das andere Mal gegen den Mittelpunkt des rotirenden Kreises. Endlich wurde der Frosch in die Tangente der Bewegung resp. auf eine Sehne des Kreises gestellt, welche als Tangente des nächsten concentrischen Kreises betrachtet werden kann, bald mit dem Kopfe in die Richtung der Bewegung, bald gegen dieselbe gestellt. Um nicht zu breit zu werden, ohne an Uebersichtlichkeit zu gewinnen, mag die protocollirte Tabelle hier im Original eingefügt werden, wobei die Bewegungen auf die Körperseiten des Frosches bezogen sind, während die Rotation der Scheibe nach den Bewegungen des Uhrzeigers bestimmt werden und ihre Zahl für jeden Versuch nicht mehr als 5 bis 10 beträgt.

---

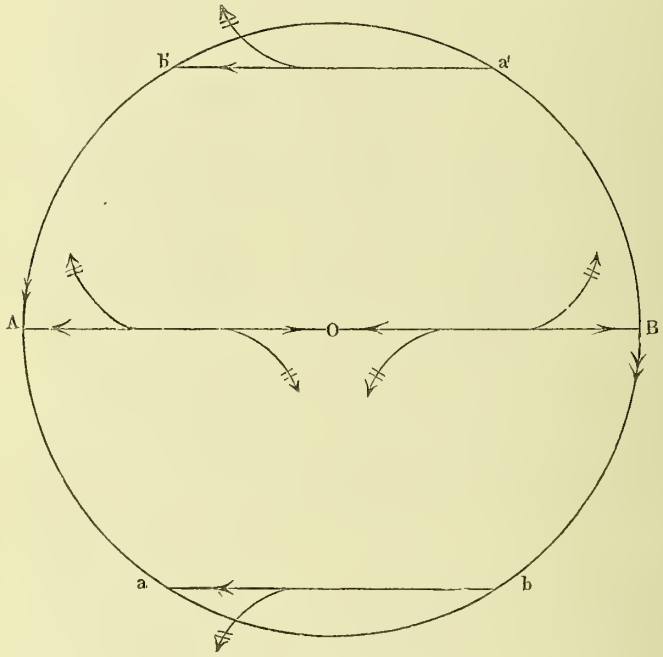
[1]) Bei dem primitiven Verfahren der Rotation des Holztellers auf dem Wasser wurde eine constante Rotation erst bei grösserer Geschwindigkeit erzielt, in welchem Falle auch oben schon jede Bewegung fehlte; bei der geringeren Geschwindigkeit pflegte die Rotation immer sehr unregelmässig zu sein.

Versuch: Frosch ohne Grosshirn.

I. Scheibe rotirt im Sinne des Uhrzeigers	1. Kopf radial nach Peripherie gerichtet			Anfangserscheinung:	Bewegung nach seiner linken Seite
				Enderscheinung:	„ „ „ rechten „
	2. „ „ „	Mitte	„	Anfangserscheinung:	„ „ „ linken „
				Enderscheinung:	„ „ „ rechten „
II. Scheibe rotirt entgegengesetzt dem Sinne des Uhrzeigers	1. Kopf radial nach Peripherie gerichtet			Anfangserscheinung:	Bewegung nach seiner rechten Seite
				Enderscheinung:	„ „ „ linken „
	2. „ „ „	Mitte	„	Anfangserscheinung:	„ „ „ rechten „
				Enderscheinung:	„ „ „ linken „
III. Stellung des Frosches in der Peripherie des Kreises	1. Frosch steht in der Richtung der Rotation	a) Scheibe rotirt wie in I.		Anfangserscheinung:	Bewegung nach seiner linken Seite
				Enderscheinung:	„ „ „ rechten „
		b) Scheibe rotirt wie in II.		Anfangserscheinung:	„ „ „ rechten „
				Enderscheinung:	„ „ „ linken „
	2. Frosch steht gegen die Richtung der Rotation	a) Scheibe rotirt wie in I.		Anfangserscheinung:	„ „ „ linken „
				Enderscheinung:	„ „ „ rechten „
		b) Scheibe rotirt wie in II.		Anfangserscheinung:	„ „ „ rechten „
				Enderscheinung:	„ „ „ linken „

Solche Versuche sind absolut constant. Um über dieselben eine leichtere Uebersicht zu gewinnen, betrachte man die Fig. 30, in welcher der Kreis mit dem Mittelpunkte O die rotirende Scheibe bedeute; die doppelt gefiederten Pfeile auf der Peripherie des Kreises in der Nähe von A und B bezeichnen den Sinn der Rotation der Scheibe. Im Radius OA stehe der Frosch einerseits mit dem Kopfe naeh A, das andere Mal nach O gerichtet, was durch die entsprechenden auf dem Radius angebrachten Pfeile markirt ist. Auf dem Radius OB wiederholt sich dasselbe für die entgegengesetzte Richtung der Drehung. In ab sei die

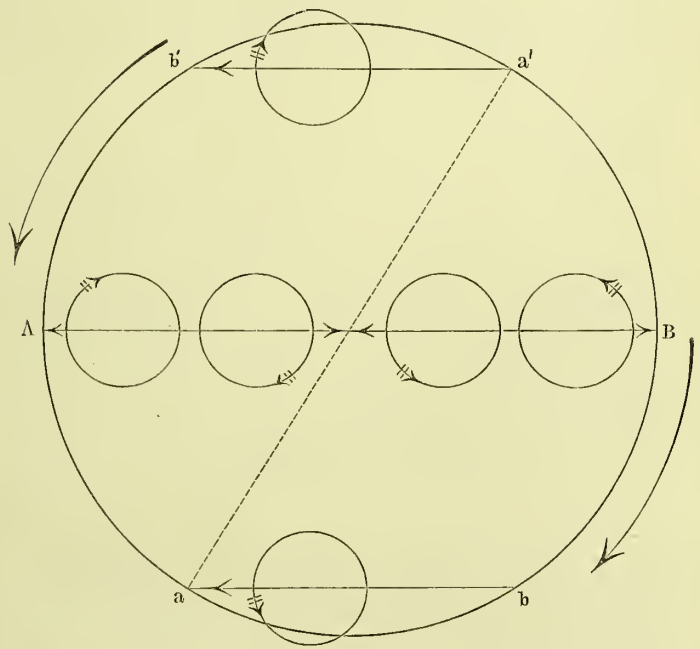
Fig. 30.



Stellung des Frosches in der Peripherie der Scheibe gegeben für den Fall der Scheibenbewegnng wie bei B, in $a'b'$ für den Fall der entgegengesetzten Richtung. Die doppelt gestrichenen Pfeile bedeuten für alle 6 Fälle die Richtung der eingesehlagenen Bewegung. Da die Enderseheinung ausnahmslos entgegengesetzt zu der Anfangserscheinung ist, so ist in der Figur nur die letztere angezeichnet worden. So gewinnen wir in der Figur ein leieht übersiehtliches Bild aller beobaehteten Erseheinungen. Auf den ersten Blick seheinen dieselben dureheinander zu laufen und keinem Gesetze sieh unterzuordnen; wenn wir aber überall da auf der

Seheibe, wo der Frosch in Bewegung begriffen ist, der letzteren analog kleine Kreise einzeichnen, wie es in Fig. 31 gesehehen ist [1]), wenn wir deren Peripherie mit dem Richtungspfeile versehen und diese Riehtung mit Bezug auf die Bewegung des Uhrzeigers mit der Richtung der Rotation der Seheibe vergleichen, so stellt sieh allgemein heraus, dass jedesmal, wenn die Rotationsseheibe sieh im Sinne des Uhrzeigers bewegt, sämmtliehe Bewegungen des Frosehes auf der Seheibe entgegen dem Sinne des Uhrzeigers vor sich gehen und umgekehrt, d. h. die Riehtung der auf der rotirenden Seheibe auftretenden

Fig. 31.



Bewegungen ist aussehliesslieh abhängig von der Riehtung ihrer Rotation derart, dass beim Angehen der Rotation jener entgegengesetzt geriehtete, beim Aufhören der Rotation jener gleiehgerichtete Bewegungen von dem Frosehe ausgeführt werden. Die Naehwirkung erseheint am vollendetsten, wenn man nach Aufhören der

[1]) Zur Erläuterung der Figur sei nur bemerkt, dass die rechte Seite bei *B* die Bewegung der Scheibe im Sinne des Uhrzeigers darstellt, während die linke bei *A* lie entgegengesetzte Rotation anzeigt, wie die grossen seitlichen Pfeile angeben. Die gestrichelte Linie *a' a* trennt die beiden Abtheilungen von einander.

Rotation den Frosch ins Wasser setzt, wo die Kreisbewegung in die archimedische Spirale übergeht, welche uns ein deutliches Bild davon giebt, wie die Erregung „abklingt".

Der Leser wird schon bemerkt haben, dass diese Versuche in einer Reihe stehen mit jenen, welche E. Mach [1]) an sich selbst angestellt und unter dem Titel: „Physikalische Versuche über den Gleichgewichtssinn des Menschen" veröffentlicht hat. In den Resultaten besteht ein Unterschied darin, dass beim Menschen im Allgemeinen Bewegungsempfindungen vorhanden sind, wo der Frosch wirkliche Bewegungen ausführt, aber es ist die Richtung der Drehempfindungen immer entgegengesetzt der vom Frosch wirklich ausgeführten Drehbewegung.

§. 2.

Analyse der Versuche.

Wir haben hier die Ursachen zu eruiren, welche den auf die rotirende Scheibe gesetzten Frosch zu den beschriebenen Bewegungen antreiben und denselben eine bestimmte Richtung zuweisen.

Es haben in neuerer Zeit Forscher, welche sich mit dem Einfluss der Schwere auf den Furchungsprocess beschäftigt haben, diesen Einfluss dadurch aufzuheben gemeint, dass sie die Eier auf eine horizontale Centrifugalscheibe gesetzt haben. Aber eine solche Scheibe bildet eine Niveaufläche, d. h. eine Fläche, die in allen ihren Punkten gleiche Potentialwerthe der Schwerkraft besitzt und die Rotation der Scheibe kann an diesem Verhältnisse nichts ändern. Wir können daher von vornherein jeden Einfluss resp. jede Aenderung der Schwerkraft als Ursache der Bewegung von unseren Betrachtungen ausschliessen.

Dagegen wird durch die Rotation selbst eine ganz neue Kraft erzeugt, die Centrifugalkraft, welche in der Richtung des Radius vom Mittelpunkte gegen die Peripherie hin wirksam ist. Aber der Versuch hatte gelehrt, dass die Bewegungserscheinungen auf der rotirenden

[1]) Sitzungsberichte d. k. Akademie der Wissenschaften in Wien 1873 und 1874. Erste Mittheilung, Bd. 68, Abth. III, S. 124. — Zweite Mittheilung, Bd. 69, Abth. II, S. 121. — Dritte Mittheilung, Bd. 69, Abth. III, S. 44.

Scheibe nur durch die Richtung der Rotation bestimmt werden, von der Centrifugalkraft also unabhängig sein müssen, da die letztere stets nur in einer Richtung wirksam ist.

Wenn wir oben nachgewiesen haben, dass die Bewegungserscheinungen auf der rotirenden Scheibe durch die Richtung der Drehung und durch die Winkelbeschleunigung bestimmt werden, so heisst das nichts Anderes als dass sie durch die Bahn bestimmt werden, welche die Scheibe resp. ihre Peripherie mit beschleunigter Geschwindigkeit durchläuft. Da die vorgeschriebene Bahn eine krummlinige ist und ihre Richtung in jedem Augenblick durch die zugehörige Tangente bestimmt wird, so müssen nothwendiger Weise Ursache und Richtung der Drehung des Froschkörpers durch die in der Richtung der Tangente wirkende beschleunigende Kraft bedingt sein. Es wird sich darum handeln, diese Ableitung im Einzelnen durchzuführen.

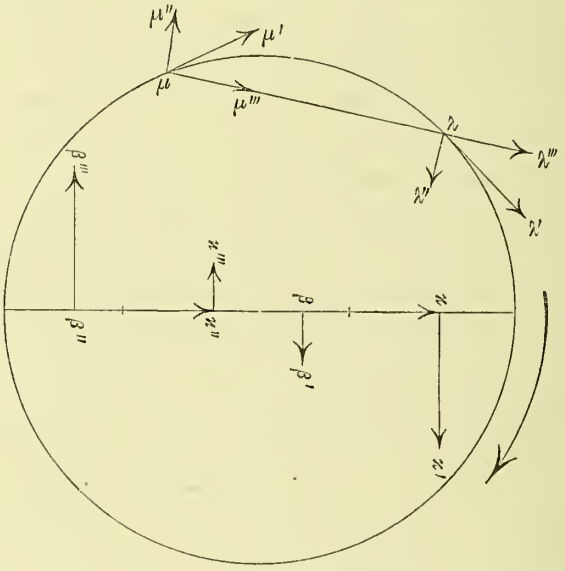
Betrachten wir die Richtung der Tangente (ich möchte erwähnen, dass alle kommenden Auseinandersetzungen nur für eine Richtung der drehenden Scheibe durchgeführt werden, weil bei Aenderung derselben nichts Neues auftritt, sondern sich alle Verhältnisse eben nur umkehren), so findet sich, dass, wenn der Frosch im Radius steht, die Tangente senkrecht zur Axe des Körpers liegt; steht der Frosch in der Sehne, so befindet er sich parallel der Tangente. Diese Lage der Richtung der Beschleunigung zu der Axe des Froschkörpers müsste jene Bewegungen erzeugen! Ob das möglich ist, lässt sich durch den Versuch direct prüfen, welcher die einfache Frage beantworten muss, ob eine in gerader Linie wirkende Beschleunigung auf den Frosch bewegungsanregend wirkt, wenn er parallel oder senkrecht zu der Beschleunigung steht.

Man nimmt einen einfachen, auf vier Rollen rollenden Wagen oder am einfachsten einen genügend beschwerten Puppenwagen, setzt den grosshirnlosen Frosch auf denselben, einmal parallel, ein zweites Mal senkrecht zu der Zugrichtung und beobachtet das Verhalten des Frosches, wenn man den Wagen ohne zu starkes Rütteln mit beschleunigter Geschwindigkeit in gerader Linie nach vorwärts zieht. Nach einer kleinen Pause drückt man den Wagen ebenso nach rückwärts. Der Versuch fällt vollkommen negativ aus: Der Frosch sitzt unbekümmert um alle Bewegungen ruhig da, so lange die Bewegungen

des Wagens durch plötzliche Stösse und dergleichen nicht gestört werden.

Betrachtet man die „Wagenversuche“ etwas genauer, so stellt sich heraus, dass sie das nicht leisten können, was wir ihnen zugemuthet haben. Sitzt der Frosch senkrecht zur Axe des Wagens auf demselben, so ist die Beschleunigung, welche er erhält, in allen Theilen die nämliche — dieser Einfluss bleibt ohne Wirkung; sitzt er parallel der Axe mit dem Kopfe in der Richtung der Bewegung, so können Kopf- und Beckenende zwar verschiedene Beschleunigung haben und das könnte zu einer translatorischen Bewegung parallel der Axe

Fig. 32.



führen. Da dies aber nicht der Fall ist, so ist der Reiz unterhalb der Reizschwelle geblieben. Steht der Frosch aber auf der Scheibe im Radius des Kreises mit dem Kopfe gegen die Peripherie, so hat die Beschleunigung, die tangential am Kopfende einsetzt, einen viel höheren Werth als am Beckenende, also in Fig. 32 ist $kk' > \beta\beta'$. Das giebt ein Drehungsmoment in der Richtung von kk', also in der Richtung der Drehung der Scheibe. Genau in derselben Weise bekommt der Frosch, wenn er radial mit dem Kopfe gegen die Mitte steht, ein Drehungsmoment nach derselben Richtung, wobei aber $k''k''' < \beta''\beta'''$ ist. Steht der Frosch in der Sehne, so dass Kopf- und Beckenende λ und μ

an die Peripherie des Kreises anstossen, so hat die Beschleunigung in diesen beiden Punkten die Richtung der dort gelegten Tangenten $\lambda\lambda'$ und $\mu\mu'$. Diese lassen sich zerlegen parallel zu $\lambda\mu$ in $\lambda\lambda'''$ und $\mu\mu'''$, sowie senkrecht darauf in $\lambda\lambda''$ und $\mu\mu''$. Die Beschleunigung in der Richtung $\mu\lambda$ resp. $\mu'''\lambda'''$ erzeugt keine Bewegung, so wenig wie oben der Wagenversuch eine solche erzeugt hat. Dagegen geben die senkrecht zu $\lambda\mu$ stehenden Beschleunigungen $\lambda\lambda''$ und $\mu\mu''$ ein typisches Drehungsmoment, welches den Frosch in gleichem Sinne mit der Rotation der Scheibe zu drehen bestrebt ist.

Wir haben nunmehr für alle drei Stellungen des Frosches auf der Drehscheibe Drehungsmomente, die in gleichem Sinne mit der Drehung der Scheibe wirken. Wenden wir darauf die oben (S. 21) eingeführte allgemeine physiologische Erfahrung an, wonach der Frosch regelmässig die dem Reize entgegengesetzte Richtung der Bewegung einschlägt, so müssen sich unsere Frösche in allen drei Fällen im entgegengesetzten Sinne zur Rotation der Scheibe drehen, wie der Versuch gelehrt hat. Wird die Bewegung verzögert, so erzeugt diese Verzögerung ein Drehungsmoment im entgegengesetzten Sinne und der Frosch muss sich im Sinne der Rotation bewegen.

Indem wir zu dem eigentlich physiologischen Theil unserer Aufgabe übergehen, haben wir uns mit der Frage zu beschäftigen, auf welche Organe das aufgefundene Drehungsmoment seine Wirkung entfaltet. Wir befinden uns hierbei gegenüber den Versuchen am Menschen insofern im Vortheil, als wir durch entsprechende Eingriffe in das Nervensystem jenen Factor, wenn auch nicht beliebig, so doch vielfach variiren können. Dieser Zweck wurde zunächst dadurch angestrebt, dass allmälig immer grössere Partien des Gehirns abgetragen und diese Frösche der Beobachtung auf der rotirenden Scheibe unterworfen wurden. Man kann sich mit einer Stellung des Frosches auf der Scheibe begnügen; es wurde hier wesentlich die radiale Stellung mit der Richtung des Kopfes gegen die Peripherie berücksichtigt.

Wenn man bei einem Frosche die Sehhügel abträgt, so macht auf der Scheibe nur der Kopf die drehenden Bewegungen in dem oben beschriebenen Sinne. Die Enderscheinungen im Wasser fallen sehr mangelhaft aus, weil diese Frösche, wie schon oben bemerkt, regelmässig sehr bald auf den Boden sinken und dort ruhig sitzen

bleiben (s. S. 32). Trägt man auch das Mittelhirn ab, so dreht sich der Kopf, merkwürdiger Weise aber auch der Rumpf ganz ebenso, wie wir es oben für den grosshirnlosen Frosch beschrieben haben. Im Wasser treten die Enderscheinungen ganz deutlich hervor. Die Anfangserscheinungen hat auch im letzten Sommer Luchsinger gesehen [1]) und in seinem Berichte bemerkt, dass im vorderen Theile des Nackenmarkes Gleichgewichtscentren vorhanden sein müssten. Als Luchsinger's Notiz erschien, war mir der Sachverhalt schon lange bekannt und ich hatte denselben, da er durchaus auffällig war, nach allen Seiten sicher gestellt. Die Thatsache ist also richtig und ich freue mich, sie bestätigen zu können, aber die Erklärung ist es nicht, wie es auch nicht anders sein konnte, da Luchsinger aus einem Complex von Thatsachen eben nur eine einzige herausgegriffen hatte.

Trägt man endlich den vordersten Theil des Nackenmarkes ab, so übt die rotirende Scheibe keinerlei Einfluss mehr auf diesen Frosch aus (nebenbei bemerkt, finden wir das dritte Mal die Stelle als diejenige wieder, von der alle Locomotion ausgeht).

Dass der Frosch ohne Mittelhirn auf der Drehscheibe eigentlich mehr leistet, als der andere mit Mittelhirn, war so auffallend, dass näher untersucht werden musste, wo der Uebergang der einfachen Kopfdrehung zur Drehung des ganzen Körpers stattfindet. Es wurden deshalb theilweise symmetrische Abtragungen des Mittelhirns ausgeführt, wobei die Beobachtung ergab, dass mit dem Moment, wo die Schwimmbewegungen uncoordinirt werden, auf der rotirenden Scheibe neben den Kopfdrehungen auch Rumpfdrehungen erscheinen. Das trifft ungefähr zu, wenn man mit den Abtragungen beim hintersten Drittel des Mittelhirns angelangt ist. Weiteres hat sich nicht eruiren lassen.

Da alles Hirn bis zum Nackenmark hin abgetragen sein kann, ohne dass die Kopfdrehungen aufhören, so müssen wir von vornherein nach allen unseren Kenntnissen daran denken, dass überhaupt nur noch sehr wenig centrale Empfindungselemente vorhanden sein dürften. Aber einmal im Nackenmark erinnern wir uns, dass dort auch die Gehörnerven ihr centrales Ende erreichen und wir kommen, was bisher noch an

---

[1]) Pflüger's Archiv, Bd. 34.

keiner Stelle geschehen ist, dazu, auf die Function der halbzirkelförmigen Canäle des Ohres zu recurriren. Ich werde mich weder mit der Geschichte noch Kritik der zahlreichen Versuche über diese Organe beschäftigen; ich werde sie weder als Organe des Gleichgewichts noch Organe eines Raumsinnes in Anspruch nehmen, wie es Mach für seine Versuche gethan hat, sondern ich werde mich auf die ganz kleine aber präcise Fragestellung beschränken: Treten die Drehbewegungen auf der rotirenden Scheibe noch nach Eliminirung jener Organe auf oder verschwinden sie? Man kann diese Organe nach zwei Methoden eliminiren, einmal dadurch, dass man sie loco zerstört, wie vielfach geschehen ist, oder zweitens dadurch, dass man den Nerven durchschneidet, der die Verbindung mit dem Gehirn vermittelt; da dieser Nerv der *N. acusticus* ist, so verlangt die zweite Methode die beiderseitige Durchschneidung dieses Nerven, wobei man stillschweigend die allerdings berechtigte Voraussetzung macht, dass auf anderem Wege keine Nerven zu den halbzirkelförmigen Canälen gelangen. Ich habe aus leicht ersichtlichen Gründen der zweiten Methode den Vorzug gegeben und nach dem Vorgange von Schiff[1]) die *Nn. acustici* beiderseits vom Munde aus durchschnitten. Die Ausführung der Operation ist nicht leicht und bedarf reichlicher Uebung. Es ist selbstverständlich, dass man dabei die sehr empfindliche Basis des Gehirns und Nackenmarkes nicht verletzen darf, weil sonst leicht Zwangsbewegungen entstehen, welche die klare Beobachtung unmöglich machen[2]).

Wenn die beiderseitige Durchschneidung der *Nn. acustici* auf diese Weise ohne Nebenverletzung gelungen ist und man setzt diesen Frosch auf die Drehscheibe, so reagirt der Kopf gegen die Rotation in derselben Weise wie vorher, aber die Bewegungen des Rumpfes bleiben aus.

Wenn der Leser daraus schliessen will, dass die Drehbewegungen des Rumpfes von den halbzirkelförmigen Canälen abhängen, jene des Kopfes davon aber unabhängig sind, so ist gegen die Correctheit dieses Schlusses vorerst nichts einzuwenden. Wenn man aber überlegt, dass es eine Rotationsgeschwindigkeit giebt, bei der sich trotz voller Integrität

[1]) L. c. S. 399.

[2]) Ich behalte mir vor, auf diese Zwangsbewegungen später an anderer Stelle zurückzukommen.

des Frosches ebenfalls nur der Kopf dreht, und man daraus schliessen kann, dass die Erregbarkeit der Elemente, welche der Rumpfdrehung vorstehen, geringer ist als jene, welche die Drehung des Kopfes besorgen, so wird man sich wohl die Frage vorlegen müssen, ob durch die angebrachte Operation, welche für die Durchschneidung der *Nn. acustici* nothwendig war, die Erregbarkeit, kurz gesagt, der Rumpfbewegungselemente nicht wesentlich alterirt resp. herabgesetzt worden ist: man entblösst eine immerhin ansehnliche Partie der ausserordentlich empfindlichen Basis des Nackenmarkes, wo gerade das allgemeine Bewegungscentrum liegt, ohne dass wir den Einfluss einer solchen Behandlung kennen. Dazu kommt, dass die scharfen Ränder der Knochenwunde das frei liegende Mark bei jeder Bewegung irritiren. Wenn man endlich einen Frosch in derselben Weise operirt, ohne die *Nn. acustici* zu durchschneiden, so bleiben ähnliche Störungen nicht aus.

Alles zusammengenommen führt mich zu der Ansicht, dass die *Nn. acustici* resp. die halbzirkelförmigen Canäle bei dem Zustandekommen der Drehbewegungen auf der rotirenden Scheibe unbetheiligt sind.

Wenn wir nunmehr nicht die Annahme machen wollen, dass die Ganglienzellen direct auf die Beschleunigung reagiren, da wir von derlei Leistungen der Ganglienzelle zur Zeit keine Kenntniss haben, so kommen wir per exclusionem zu der Erklärung, dass die in der Richtung der Tangente wirkende Beschleunigung am Körper direct angreift, wodurch Muskeln und Gelenke gespannt werden, die ihrerseits wieder durch eine Bewegung in entgegengesetztem Sinne reagiren. Ist die Beschleunigung eine sehr geringe, also der Reiz klein, so reagirt nur der viel erregbarere Apparat, an dem der Kopf aufgehängt ist und es erfolgen allein die Drehungen des Kopfes.

Werfen wir zum Schluss noch einen kurzen Rückblick auf das behandelte Gebiet, so treten drei Punkte aus dem Rahmen der Betrachtung ganz besonders hervor. Zunächst nämlich haben wir auf drei verschiedenen Wegen gefunden, dass im vordersten Theile des Nackenmarkes ein Locomotionscentrum für den ganzen Körper liegt. Da wir sehr wahrscheinlich haben machen können, dass dieses Locomotions-

centrum das einzige Bewegungscentrum des Gehirns ist, so haben wir es kurzweg als „Hirncentrum“ bezeichnet.

Wenn wir zweitens die vielfach auftretenden Kopfbewegungen ins Auge fassen, die selbständig oder neben Rumpfbewegungen erscheinen, so wird man zu dem Gedanken angeregt, dass diese Kopfbewegungen eine viel grössere Bedeutung haben mögen, als man bisher hat wissen können. Es scheint hier ein Mechanismus von ganz ungeahnter Feinheit vorzuliegen, dessen näheres Studium eine Aufgabe der nächsten Zeit sein dürfte.

Endlich bemerkt man drittens, dass im Allgemeinen Druckschwankungen an der Haut, in den Muskeln und den Gelenken den Frosch in „Lage“ und „Bewegung“ bestimmen; dass andere Einflüsse zum wenigsten nicht nothwendig sind; eine Beziehung, die merkwürdiger Weise ein Physiker als möglich schon vorausgesagt hat. E. Mach bemerkt an jener Stelle in einer Anmerkung (l. c. S. 133): „Die specifischen Energien festgehalten, wäre es sogar möglich, dass die Empfindung der Lage (bezieht sich auf den Menschen, Ref.) und die Empfindung der Bewegung durch verschiedene Nerven vermittelt wird. Die Empfindung der Lage bleibt, so lange die Lage bleibt. Die Empfindung der Bewegung verschwindet immer, wenn die Bewegung gleichförmig wird. Nimmt man an, dass nur der Druck empfunden wird, so reicht freilich eine Art von Nerven aus.“

Im Allgemeinen läuft die Thätigkeit unseres Frosches wie die einer präcis arbeitenden Maschine ab und alle Leistung kann ausschliesslich auf äussere Anregung hin geschehen. Nur der Wille scheint aus sich heraus zu wirken. Ob Letzteres richtig ist, weiss ich nicht; aber wir bekommen einen Fingerzeig, woher der Wille schöpft, wenn wir beobachten, dass ein geblendeter Frosch sich so verhält, wie jener, der des Grosshirns beraubt worden ist.

Nachträge.

Zu Seite 18 und 26.

Die Analyse der Versuche auf der Drehscheibe führt zu einer zweiten Erklärung für die Thatsache, dass der Frosch, welcher die schiefe Ebene in regelmässigem Vorwärtsgang hinaufsteigt, den Kopf senkt, während er ihn erhebt, wenn er mit Rückwärtsgang den Weg zurücklegt. Denkt man sich nämlich die Scheibe in Fig. 30 statt horizontal, wie sie dort gezeichnet ist, in verticaler Stellung und den Frosch auf einer untersten Sehne dieses Kreises in horizontaler Ebene sitzend, so ist klar, dass bei eintretender Rotation der Scheibe, welche den Frosch nach vorn in die Höhe führt, durch die in tangentialer Richtung wirkende Beschleunigung in derselben Weise, wie es auf S. 134 entwickelt worden ist, ein Drehungsmoment erzeugt wird, welches bestrebt wäre, das Kopfende des Frosches von der Unterlage abzuheben und das Beckenende anzupressen. Nach dem anfangs eingeführten physiologischen Principe der dem Reize in entgegengesetzter Richtung wirkenden Reaction wird der Frosch den Kopf senken, während das Beckenende in Ruhe bleibt, da es mit dem übrigen Körper unbeweglich verbunden ist und jenem Antriebe nicht folgen kann. Wird die senkrechte Scheibe in entgegengesetzter Richtung bewegt, so dass der Frosch mit dem Beckenende voraus die schiefe Ebene aufsteigt, so tritt genau das entgegengesetzte Drehungsmoment auf und der Frosch erhebt den Kopf.

Was sich gegen diese Auffassung einwenden liesse, wäre nur aus dem Bedenken abzuleiten, ob die Geschwindigkeit der Bewegung, welche man der schiefen Ebene in jenem Versuche zu geben pflegt, irgendwie mit der Geschwindigkeit der rotirenden Scheibe in Vergleich zu setzen wäre. Daran kann man aber keinen Augenblick zweifeln, wenn man sieht, wie die denkbar minimalste Rotation, welche

man der Scheibe ertheilt, schon ausreicht, um die Drehung des Kopfes hervorzurufen. Dies giebt mir Veranlassung, noch einige Bemerkungen hinzuzufügen über die Winkelgeschwindigkeit, mit welcher man in dem Balancirversuch die schiefe Ebene zu bewegen hat, um den besten Effect zu erzielen. Ich habe darüber keine speciellen Versuchsreihen angestellt, aber regelmässig auf dieses Moment geachtet, so dass ich bei den vielen Beobachtungen, die ich überhaupt gemacht habe, ein bestimmtes Bild davon gewonnen habe. Zunächst ist, wie mir scheint, schon bekannt, dass, wenn man von vornherein die schiefe Ebene zu rasch bewegt, der Frosch nicht folgt, sondern heruntergleitet. Erhebt man die schiefe Ebene mit minimaler Geschwindigkeit, so kann ich mir sehr gut denken, ohne es aber gesehen zu haben, dass der Frosch nicht aufsteigen wird. Ist der Frosch überhaupt zum Aufstieg sehr geneigt, so pflegt er schon bei der ersten Erhebung die schiefe Ebene geradezu hinaufzulaufen, in solchem Falle ist der Beobachtung wenig Spielraum geboten. Dagegen sind die hier in Betracht zu ziehenden Momente am besten bei solchen Exemplaren zu studiren, welche nur wenig geneigt sind, in die Höhe zu steigen. Man kann solche Exemplare mit Erfolg unterstützen, wenn man nach rascher Wiederherstellung der Horizontale immer wieder von Neuem die Erhebung ausführt. Mir scheint daraus zu folgen, dass auch hier, wie es für die horizontale Drehscheibe bewiesen worden ist, nicht die Geschwindigkeit der Bewegung auf den Frosch wirkt, sondern die Winkelbeschleunigung. Und das ist im Grunde genommen nichts Anderes, als was seiner Zeit E. du Bois-Reymond in dem Gesetze der Erregung von Muskel und Nerv durch den elektrischen Strom ausgesprochen hat und was für das Individuum als Ganzes gegenüber allen anderen Arten von Reizen in derselben Weise Geltung zu haben scheint.

Der oben nur fingirte Versuch auf der verticalen Rotationsscheibe lässt sich übrigens verificiren, wenn man den Frosch auf ein Pendel resp. auf eine Gartenschaukel, deren Einrichtung Jedermann kennt, setzt. Erhebt man sie langsam mit der Hand, so wiederholt man den ersten Versuch auf der schiefen Ebene; versetzt man sie aber in pendelnde Bewegung, schaukelt man also den Frosch, so sieht man die vorgeschriebenen Kopfbewegungen bis zur Ermüdung auftreten. Der Rumpf bleibt stets in Ruhe, weil die Bewegung zu rasch ist und

weil, wie wir wissen, der Rumpf für diese Reize eine viel geringere Erregbarkeit besitzt als der Kopf. Es ist nicht ausgeschlossen, sogar gewiss, dass, wenn man ein genügend langes Pendel zur Verfügung hätte und die Frösche genügende Erregbarkeit besitzen (meine Versuche sind an allmälig warm gemachten Winterfröschen ausgeführt worden), wie z. B. die Sommerfrösche, auch der Rumpf in Bewegung gerathen könne.

Zu Seite 62 bis 71.

Es ist auf jenen Seiten die Locomotion als adäquate Bewegung des Hirncentrums bezeichnet worden, ohne damit indess ausschliessen zu wollen, dass es auch solchen Bewegungen vorstehen könnte, die nicht Locomotion bezwecken, sondern Lageveränderungen einzelner Gliedmaassen, wie z. B. Heben oder Senken eines Armes oder Beines u. a. Wir wollen solche Bewegungen der Kürze halber Theilbewegungen nennen, insofern als dabei nur Theile des Körpers bewegt werden, während durch die Ortsbewegung der Körper als Ganzes bewegt wird (weshalb sie nicht als Reflexbewegungen bezeichnet werden können, wird gleich einleuchten). Da ich dort das Gehirn nur als eine Erregungsquelle benutzt hatte, die auf gleiche Stufe mit irgend einem centripetalen Nerven gestellt wurde, so konnten alle Bewegungen, die nicht Ortsbewegungen waren, als einfache Reflexbewegungen aufgefasst und dem Rückenmarke zugeschrieben werden. Und dieses war geschehen, um der Complication zu entgehen, welche nothwendig mit der Einführung des Grosshirns in seiner vollen Function verbunden ist. Dieses Princip ist dort auch möglichst durchgeführt worden.

Bei fortgesetzter Ueberlegung aber erscheint es mir nothwendig, um Missverständnisse zu vermeiden, noch den Fall zu behandeln, dass ein Individuum willkürlich ohne nachweisbaren äusseren Reiz eine Theilbewegung ausführt. Hierbei wird es sich zunächst fragen, ob das Hirncentrum bei solchen Bewegungen als erste motorische Ganglienstation, vom Grosshirn aus betrachtet, fungirt oder ob directe Bahnen mit Umgehung des Hirncentrums zu den entsprechenden Centren des Rückenmarkes gehen und auf diese Weise die Theilbewegungen besorgen. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist vorläufig nicht zu

entscheiden, aber das erstere erscheint mir wahrscheinlicher und vielleicht sind sogar in der Wirbelthierreihe beide Schemata verwirklicht.

Gehen jene Bahnen durch das Hirncentrum, so wird es bei willkürlicher Innervation der Bewegung niemals zu Störungen zwischen Orts- und Theilbewegungen kommen und die obige Aufstellung würde dahin zu erweitern sein, dass die adäquate Bewegung des Hirncentrums in Locomotion und Theilbewegung, die des Rückenmarkes aber nur in Theilbewegung resp. Reflexbewegung besteht.